

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE DIJON
POUR OBTENIR

LE TITRE DE DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE DIJON
(MENTION SCIENCES)

PAR

JAKOB RAPPAPORT

INGÉNIEUR AGRONOME
DE L'INSTITUT AGRONOMIQUE DE L'ÉTAT A GAND



1^{re} Thèse : Recherches morphologiques et anatomiques sur **Lolium perenne** L. Contribution à l'étude de l'appareil floral des Graminées.

2^e Thèse : Action des hormones de croissance sur les racines.

Soutenues le Juillet 1938, devant la commission d'examen.

Président : M. BUGNON
Examineurs : MM. CHAPUT
DENIS

1938

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE DIJON

POUR OBTENIR

LE TITRE DE DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE DIJON

(MENTION SCIENCES)

PAR

JAKOB RAPPAPORT

INGÉNIEUR AGRONOME

DE L'INSTITUT AGRONOMIQUE DE L'ÉTAT A GAND



1^{re}. Thèse : Recherches morphologiques et anatomiques sur **Lolium perenne** L. Contribution à l'étude de l'appareil floral des Graminées.

2^e Thèse : Action des hormones de croissance sur les racines.

Soutenues le Juillet 1938, devant la commission d'examen.

Président : M. BUGNON

Examineurs : MM. CHAPUT

DENIS

1938



FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE DIJON

ADMINISTRATION

Doyen: M. BUGNON.
Assesseur: M. LAGRANGE.
Secrétaire: M. VIAN
Secrétaire-adjoint: M. FAUDOT.

Doyens honoraires.

MM. BATAILLON, RECOURA.

Professeurs honoraires.

MM. METZNER, TOPSENT, VOISENET.

Professeurs titulaires avec chaire.

MM.

LAGRANGE ... *Calcul différentiel et intégral et Mathématiques générales.*
GEVREY ... *Mécanique rationnelle et appliquée.*
BOUTARIC ... *Physique générale et Chimie physique.*
LOMBARD ... *Chimie générale.*
MEYER ... *Chimie appliquée et Chimie P.C.B.*
N .. *Zoologie et Physiologie animale.*
BUGNON ... *Botanique et Biologie végétale P.C.B.*
CHAPUT ... *Géologie, Géographie physique et Minéralogie.*

Professeurs titulaires sans chaire.

M. SIMON .. *Physique P.C.B. et Physique industrielle.*

Chargés de cours complémentaires.

MM.

LEBEL ... *Mathématiques générales.*
DENIS ... *Assistant, Zoologie et Physiologie animale, Biologie animale P.C.B. et Zoologie agricole.*
HAGENE ... *Assistant, Botanique agricole.*
CIRY ... *Assistant, Minéralogie et Géologie agricole.*

Chefs de travaux.

MM.

BELLET ... *Maître de conférences-adjoint, Chimie.*
DOLADILHE ... *Physique.*

Assistants.

M. AMIOT .. *Physique générale.*
Mme GUYARD .. *Chimie générale.*
Mlle MATHEY ... *Chimie appliquée.*
BOUCHARD ... *Physique.*

Le présent travail, entrepris sur le conseil et sous la bienveillante direction de M. BUGNON, Professeur de botanique et Doyen de la Faculté des Sciences de Dijon, a été exécuté dans son laboratoire de Dijon.

M. BUGNON s'est montré pour moi le maître le plus dévoué, en même temps que le guide le plus précieux et le plus sûr. Non seulement il a inspiré la partie scientifique de ce travail, mais il m'a patiemment initié aux méthodes de recherche d'anatomie et de morphologie végétale. Ensuite, il n'a pas cessé de stimuler mon ardeur par ses encouragements tout en me prodiguant ses directives et ses conseils.

Qu'il veuille bien accepter ici l'expression de ma très sincère et profonde gratitude.

Recherches morphologiques et anatomiques sur *Lolium perenne* L.

Contribution à l'étude de l'appareil floral des Graminées.

SOMMAIRE.

	Page
CHAPITRE I. — Introduction	9
CHAPITRE II. — Aperçu historique	11
1. — Données classiques sur l'appareil végétatif et principales interprétations proposées	11
a) Limbe	12
b) Gaine	12
c) Ligule	12
d) Préfeuille.	13
2. — Données classiques sur l'appareil floral et principales interprétations proposées	13
a) Glume	15
b) Glumelle inférieure	17
c) Glumelle supérieure	18
d) Glumellules	19
3. — Remarques sur les caractères distinctifs de <i>Lolium perenne</i> et des espèces voisines	22
CHAPITRE III. — Technique	23
CHAPITRE IV. — Observations personnelles	24
A. — Observations relatives à la morphologie et à l'anatomie de l'appareil végétatif	24
1. Initiales dans la tige et la feuille des Graminées	24
2. Préfeuille.	25
3. Feuille végétative.	26
B. — Observations relatives à la morphologie et à l'anatomie de l'appareil floral	27
1. Glume	27
a) Epillets latéraux à une seule glume	27
b) Epillets latéraux à deux glumes	29
c) Epillets terminaux	30
d) Valeur de l'explication proposée pour l'absence habituelle de la glume inférieure dans les épillets latéraux des <i>Lolium</i>	30

	Page
2. Glumelle inférieure	31
3. Glumelle supérieure	33
4. Glumellules	33
C. — Anomalies observées chez <i>Lolium perenne</i>	34
1. Anomalies de la région végétative	34
Feuilles végétatives bilobées	34
2. Anomalies de l'inflorescence	35
a) Feuilles axillantes d'épillet	35
b) Organes bractéiformes et appendices énigmati- ques	35
Les organes bractéiformes latéraux des épillets	35
Appendices énigmatiques sur l'axe de l'épi.	37
c) Prolifération	38
d) Points végétatifs de racines dans un épillet	39
e) Anomalies de phyllotaxie	39
f) Anomalies de la glumelle inférieure	39
Glumelle à deux arêtes	39
Glumelle à base enveloppant complètement l'axe de l'épillet	40
Glumelle se terminant en capuchon	40
Glumelle passant aux feuilles végétatives	40
Glumelle bilobée au sommet	40
g) Anomalies de la glumelle supérieure	40
Glumelle bifide	40
Glumelle à nervation anormale	41
h) Anomalies des glumellules	41
Glumellules remplacées par une seule pièce	41
Glumellule lobée	41
i) Anomalies des étamines	41
Fleur à quatre anthères	41
D. — Discussion sur la valeur morphologique des bractées florales	42
1. Glume	42
2. Glumelle inférieure.	43
3. Glumelle supérieure.	44
E. — Question de la discordance phyllotaxique dans l'appareil floral des <i>Lolium</i>	45
Résumé	47
Index bibliographique	49
Explication des planches	55

CHAPITRE I.

INTRODUCTION.

Malgré les nombreuses recherches sur l'appareil floral des Graminées, beaucoup de problèmes restent posés à son sujet.

Agnes Arber (1934)*, dans l'important ouvrage qu'elle a consacré aux Graminées, montre (p. 166) en particulier la nécessité de nouvelles recherches sur l'épillet de *Lolium*: « The normal and abnormal spikelet-types of *Lolium* need a more thorough analysis than they have yet received ».

Dans ce genre et dans quelques autres (*Kralikia* Coss. & Durieu, *Jouvea* Fournier, *Monerma* Beauv., etc.), on observe notamment une discordance phyllotaxique entre la région végétative et la région florifère.

Comme chez toutes les Graminées, les feuilles végétatives y sont régulièrement alternes-distiques; la série foliaire alterne-distique d'un axe secondaire végétatif a le plan de ses deux orthostiques perpendiculaire au plan des deux orthostiques de l'axe primaire (fig. 9 a). Il en est de même dans l'inflorescence chez les genres à épi composé tels que *Triticum*, etc.

Par contre, en regardant l'axe de l'épillet comme un axe secondaire par rapport à l'axe de l'épi, chez les genres nommés plus haut (type *Lolium*), le plan des deux orthostiques de la série alterne-distique des bractées d'un épillet coïncide avec le plan des deux orthostiques de la série alterne-distique des feuilles végétatives insérées au-dessous de l'épi (fig. 9 b).

Comment expliquer la singularité de ces genres?

Plus généralement, quelle est la valeur morphologique des bractées des épillets des Graminées? Faut-il les considérer comme des organes *sui generis* sans analogie avec les feuilles végétatives, ou bien faut-il les homologuer à l'ensemble ou à quelque partie d'une feuille végétative graminéenne?

* Voir l'index bibliographique à la fin du travail.

C'est en vue de chercher une réponse à ces questions que nous nous sommes proposé d'étudier le cas de *Lolium perenne* L.

Nous avons choisi cette espèce non seulement parce qu'elle est très commune, mais parce qu'elle offre beaucoup d'épis tératologiques et que nous pouvions espérer trouver par leur étude des arguments intéressants.

Nous présenterons d'abord un aperçu historique de la question; puis nous étudierons comparativement la morphologie et l'anatomie de l'appareil végétatif et de l'appareil floral de la plante normale; nous décrirons tout un groupe d'anomalies de la région végétative et de l'inflorescence; nous discuterons enfin, notamment à la lumière des faits nouveaux que nous aurons exposés, la valeur morphologique des bractées florales.

CHAPITRE II.

APERÇU HISTORIQUE.

1) DONNEES CLASSIQUES SUR L'APPAREIL VEGETATIF ET PRINCIPALES INTERPRETATIONS PROPOSEES.

Suivant la description classique actuelle, les feuilles des Graminées sont constituées des parties suivantes, dont nous donnons les noms français habituels et leurs équivalents latins, anglais et allemands.

1° Un limbe (limbus, limb, Blattspreite), étroit et rubané, pourvu de nervures parallèles;

2° Une gaine (vagina, sheath, Blattscheide), prolongeant le limbe à sa partie inférieure et entourant complètement la tige. Souvent elle est ouverte sur toute sa longueur, et alors les deux bords se recouvrent; moins souvent, elle est fermée; parfois, elle est fermée seulement dans sa partie basale: c'est une gaine mixte;

3° Une ligule (ligula, ligule, Blatthäutchen), collerette située sur la face ventrale de la base du limbe et semblant former un prolongement de la gaine autour de la tige.

Les proportions relatives de la gaine et du limbe dans une feuille adulte varient suivant la position occupée par la feuille sur la tige; les deux ou trois premières feuilles d'une pousse ont généralement une gaine très développée par rapport au limbe, proportion qui peut être inverse dans les feuilles suivantes. Dans une feuille en voie de développement, le limbe s'allonge le premier; il a presque atteint sa longueur définitive lorsque la gaine commence à s'allonger à son tour.

La pièce foliaire qui occupe la base d'un rameau se trouve en apparence adossée à la tige; elle a une forme particulière; on l'a désignée sous le nom de préfeuille (prophyll, Vorblatt).

On a essayé d'interpréter ces différents organes foliaires, notamment en leur cherchant des homologues avec les organes distingués dans la feuille des Dicotylédones. On pourra trouver l'exposé des nombreuses opinions émises à ce sujet dans le travail de Bugnon (1921). Nous nous bornerons ici à les énumérer brièvement.

a) Limbe:

1° C'est un limbe homologue de celui des Dicotylédones (De Candolle 1827, etc.);

2° C'est un limbe qui imite seulement celui des Dicotylédones (Arber 1923, etc.);

3° C'est un phyllode, c'est-à-dire l'homologue du pétiole de la feuille des Dicotylédones (Naudin 1842, Henslow 1911, etc.);

4° C'est un pétio-limbe (Clos 1875, etc.);

5° C'est l'homologue d'une gaine des Dicotylédones, au sommet de laquelle aucune différenciation de limbe ne se produirait, par suite sans doute d'un accroissement intercalaire trop précoce et trop prédominant dans la partie basale de la feuille (Bugnon 1921 et 1924 b).

b) Gaine:

1° C'est une gaine homologue de celle des Dicotylédones (Clos 1875, etc.);

2° C'est un pétiole engainant (Raspail 1826, De Candolle 1827, Le Maout et Decaisne 1876, etc.);

3° C'est un pétiole associé à une stipule axillaire, laquelle se soude et s'enroule avec lui (Cosson 1860, etc.);

4° C'est un pétiole bordé de deux stipules latérales conrescentes avec lui (Schleiden 1843, Micheels 1900, Volkart-Kirchner 1908, Glück 1919, etc.);

5° C'est une néoformation par rapport à la feuille typique des Dicotylédones prise pour terme de comparaison; elle résulterait de l'activité d'une zone méristématique supplémentaire, établie au-dessous de la base foliaire primitive et soulevant au-dessus d'elle l'organe primitif devenu fonctionnellement un limbe (Bugnon 1921).

c) Ligule:

1° Double stipule axillaire, insérée au sommet de la gaine, ou conrescente avec la gaine sur toute sa longueur (Le Maout et Decaisne 1876, Celakowsky 1897, etc.);

||

2° Sommet d'une stipule axillaire contribuant à la formation de la gaine (Cosson 1860, etc.);

3° Sommet des deux stipules adnées au pétiole et formant la gaine (Kunth 1815, Endlicher 1836, etc.);

4° Produit d'un dédoublement du limbe à sa base (Van Tieghem 1891, etc.);

5° Prolongement primitif de la gaine; les stipules en dériveraient (Colomb 1887, etc.);

6° Organe spécial aux Graminées (Palisot de Beauvois 1812, etc.);

7° Organe trichomatique (Hofmeister 1868, Pax 1890, etc.);

8° Membre homologue du frondoïde, concrescent avec un membre homologue du phylloïde (Vuillemin 1915);

9° Néoformation sur la surface foliaire (Goebel 1932, etc.);

10° Néoformation, dérivant d'une prolifération épidermique de la base du limbe (Bugnon 1921, Ponzo 1931);

11° C'est un organe composé d'une partie médiane qui est « une excroissance de l'épiderme adaxial de la feuille » et de deux parties latérales qui représentent les deux marges libres du sommet de la gaine foliaire (Philipson 1935a).

d) Préfeuille:

1° elle est équivalente à deux feuilles opposées, soudées par leurs bords au moins du côté de l'axe (Turpin 1819, Payer 1857, Godron 1878, Celakowsky 1889, Schuster 1909, Bremekamp 1915, Van Tieghem et Costantin 1918, Collins 1924, Goebel 1932, etc.);

2° elle est équivalente à une feuille, opposée à la feuille axillante, mais à nervure médiane avortée (Kunth 1815, Link 1824, Bravais 1837, Röper 1844, Cosson 1854 et 1860, Hofmeister 1868, Sachs 1874, Trécul 1878, Van Tieghem 1891, Velenovsky 1913, etc.);

3° elle est équivalente à une feuille, alterne-distique avec la suivante et fortement dissymétrique (Bugnon 1921, Arber 1923, Guillaud 1924 et 1925).

2) DONNEES CLASSIQUES SUR L'APPAREIL FLORAL DES GRAMINEES ET PRINCIPALES INTERPRETATIONS PROPOSEES.

En rappelant, pour l'appareil floral des Graminées, la description classique actuelle, nous donnerons également avec la terminologie française correspondante, les principaux équivalents latins, anglais et allemands des termes français.

L'axe floral est situé à l'aisselle d'une bractée qu'on nomme glumelle inférieure (glumelle imparinervée ou unicarénée, *palea inferior*, *flowering glume*, *lemma*, *Deckspelze*).

La première pièce portée par cet axe floral est désignée sous le nom de glumelle supérieure (glumelle parinervée ou bicarénée, *palea superior*, *upper palea*, *Vorspelze*).

Entre les deux glumelles se trouvent les pièces florales, étamines (trois chez les *Lolium*) et pistil; en outre, il y a deux petites écailles qu'on appelle glumellules (lodicules, *lodiculae*, *fleshy scales*, *Schüppchen*).

Plusieurs glumelles inférieures, avec leurs ramuscules floraux axillaires, sont réunies en disposition alterne-distique, comme les feuilles végétatives, sur un axe court (rachis, rachilla), le tout constituant un épillet (*spicula*, *spikelet*, *Aehrchen*).

Les deux bractées de la base de l'épillet, dépourvues de ramuscule axillaire, sont désignées chacune sous le nom de glume (glume stérile, *gluma*, *outer empty glume*, *steril glume*, *Hüllspelze*). Chez les *Lolium L.* et quelques autres genres (*Psilurus Trin.*, *Nardus L.*) ou espèces (*Leplurus cylindricus Trin.*, *Digitaria filiformis Koel.*), il n'existe qu'une seule de ces deux glumes.

Enfin, les épillets peuvent être réunis en disposition alterne-distique, comme les feuilles végétatives, sur un axe long, le tout constituant un épi (*spica*, *spike*, *Aehre*).

Les organes que nous venons d'énumérer ont aussi donné lieu à des interprétations diverses; dans ce qui suit, nous nous limiterons à donner un bref aperçu des principales d'entre elles; plusieurs n'ont d'ailleurs plus pour nous aujourd'hui qu'une valeur historique, fondées qu'elles étaient sur des observations inexactes.

Depuis Goethe (1790), qui avait attiré l'attention des botanistes sur les homologues possibles des pièces florales et des feuilles végétatives, on a cherché de telles homologues pour les différentes bractées de l'appareil floral des Graminées.

Ainsi, on a essayé d'assimiler toutes les pièces de l'épillet graminéen à celles d'un rameau végétatif et on lit à cet égard chez Cosson (1854, p. 16): « Si nous comparons l'épillet, ainsi envisagé comme une inflorescence, avec une tige de Graminées munie d'un rameau, nous verrons l'analogie frappante qui existe dans la disposition des parties: en effet, les deux feuilles insérées sur la tige, inférieurement à celle qui donne à son aisselle naissance au rameau, sont les ana-

logues des glumes; la feuille à l'aisselle de laquelle naît le rameau représente la troisième glume (glumelle inférieure); enfin la feuille inférieure du rameau, située entre la tige et le rameau, doit être assimilée à la glumelle (glumelle supérieure).»

a) Glume:

La plupart des auteurs, comme Röper (1844), Wydler (1846), Van Tieghem (1891), Velenovsky (1913), etc., affirment l'homologie des glumes et des bractées (Hochblätter). Endlicher (1850) admet que les glumes des Graminées en général, et celles de *Lolium* en particulier, sont analogues aux glumelles inférieures, les axes floraux qui devraient se trouver dans l'aisselle des glumes étant simplement avortés.

Tous les auteurs admettent que la feuille axillante des épillets serait avortée; pourtant, d'après de Saint-Hilaire (1841), la glume unique de *Lolium* serait «une production immédiate de l'axe commun de l'épi»; elle correspondrait donc à une feuille axillante et devrait, par suite, être insérée sur l'axe de l'épi; or, un examen, même superficiel, d'un épillet de *Lolium* conduit à constater que l'insertion de la glume se fait sur l'axe de l'épillet.

La glume unique des épillets latéraux de *Lolium* est située du côté externe des épillets par rapport à l'axe de l'épi. S'il y avait une deuxième glume, on devrait la trouver du côté interne des épillets; on s'accorde en général pour admettre qu'elle serait d'habitude avortée, et qu'elle pourrait réapparaître accidentellement. Pourtant, Germain de St. Pierre (1854) n'admettait pas un avortement de cette glume interne; il supposait qu'elle est transformée en la première glumelle inférieure, insérée au nœud qui suit celui de la glume externe et en position alterne-distique avec cette glume.

Van Tieghem (1891), Hegi (1906, dans la figure 77, schéma III) admettent que la glume avortée est la glume supérieure, c'est-à-dire qu'elle devrait se trouver insérée entre l'axe de l'épi et l'axe de l'épillet, *au-dessus* de l'insertion de la glume unique externe. Mais, la disposition alterne-distique de la première glumelle inférieure et de la glume externe exige que cette glume avortée soit insérée *au-dessous* de la glume externe, qu'elle soit une glume inférieure sur l'axe de l'épillet et non une glume supérieure, qu'elle soit la première glume de l'épillet. D'ailleurs, ceci a été déjà mis en relief par Cosson (1854), Eichler (1875), et surtout par Godron (1880).

Si l'épillet est assimilé à un axe secondaire végétatif, on est conduit à chercher à sa base l'organe homologue de la préfeuille. A ce

sujet, on trouve deux opinions principales qui s'opposent. D'après la première, soutenue par Röper (1844), Wydler (1846), etc., la préfeuille de l'épillet ne serait pas représentée, mais avortée comme la feuille axillante. D'après la deuxième façon de voir, soutenue par Eichler (1875), etc., la glume inférieure des Graminées en général (chez *Lolium*, celle qui est donc souvent avortée) devrait être assimilée à la préfeuille. Le fait qu'elle n'a pas la forme habituelle bicarénée dans les épis du type *Triticum* est expliqué par l'absence de la feuille axillante, et par conséquent de la pression que cette feuille peut exercer sur son bourgeon axillaire. Dans les épis du type *Lolium*, Eichler (1875), Van Tieghem (1891), signalent la forme bicarénée de la glume interne lorsque celle-ci se développe: pour expliquer ici cette forme bicarénée, on peut faire intervenir la pression de l'épillet contre l'axe, ou celle des gaines foliaires qui enveloppent le jeune épi.

En ce qui concerne les causes de l'avortement de la glume interne chez le type *Lolium*, les explications qu'on a données jusqu'ici se ramènent, de façon implicite ou explicite, à faire intervenir une compression. Prat (1931) s'exprime à ce sujet comme suit: « Dans tous ces genres (les genres du type *Lolium*), le plan de symétrie des épillets est confondu avec celui de l'épi, ce qui amène, dans la plupart des cas, l'avortement de la glume située du côté de l'axe. » Arber (1934) y voit l'effet de la compression du jeune épillet par les gaines qui entourent l'épi pendant son développement. Elle cite le cas de *L. perenne* var. *cristatum*, où les épillets latéraux possèdent chacun deux glumes; toutefois, celles-ci ont dans leur aisselle des fleurs complètement développées ou plus ou moins avortées. De telle manière que l'auteur se demande s'il faut désigner ces bractées sous le nom de glumes ou bien de glumelles inférieures; cette dernière interprétation avait été proposée antérieurement par De Bergevin (1890).

Des auteurs plus anciens ont cité des cas exceptionnels dans lesquels la région normalement interne de l'épillet devient plus ou moins latérale, par suite de torsion (*L. perenne*, var. *furcatum* Billot), de déviation (*L. perenne*, var. *ramosum* P. Fl.), (Grenier 1855, Godron 1880), de rotation de 90° du plan médian des épillets (Masters 1869). Dans ces divers cas, la glume inférieure peut apparaître et on a attribué son développement à l'absence de compression, cette dernière se trouvant supprimée par suite du changement de position.

Aux discussions sur la glume inférieure de *Lolium* se rattachent les observations et les interprétations relatives à des organes bractéi-

formes qui peuvent apparaître de part et d'autre de la base des épillets latéraux. Röper (1873) et Godron (1880), qui ont étudié ces organes chez *L. temulentum* et quelques espèces voisines, les ont regardés comme des lobes résultant d'une division de la glume inférieure. On peut les rencontrer également chez *L. perenne*; en les décrivant, d'après nos observations personnelles, nous reviendrons sur leur interprétation.

b) Glumelle inférieure:

Röper (1844), Nägeli (1846), Wigand (1854), etc., en étudiant l'ontogénie de cette pièce, avaient noté qu'elle naît sur l'axe de l'épillet. Elle est souvent prolongée vers le bas, au-dessous de son niveau d'insertion, et forme le « callus » comme l'avaient indiqué Hackel (1887) chez *Heteropogon*, Arber (1934) chez *Bromus mollis*, *B. sterilis*, *Anthoxanthum*, et comme nous l'avons pu constater dans le cas de *L. perenne*.

Particulièrement, les glumelles inférieures de *L. italicum* et parfois celles de *L. perenne* sont pourvues d'une arête, insérée au-dessous du sommet de la glumelle. En étudiant l'anatomie d'une telle glumelle aristée, on constate que c'est la nervure médiane qui se continue dans l'arête, tandis que les nervures latérales se prolongent dans la partie de la glumelle située au-dessus de l'insertion de cette arête.

La plupart des botanistes comme Van Tieghem (1891), Celakowsky 1896-7, Glück (1919), Goebel (1933), Arber (1934), etc., en prenant souvent la glumelle inférieure aristée des *Avena* comme exemple classique, ont admis les homologues suivantes: La partie de cette glumelle qui se trouve au-dessous de l'insertion de l'arête correspondrait à la gaine de la feuille végétative des Graminées; l'arête, au limbe foliaire; et, enfin, la partie située au-dessus de l'insertion de l'arête, à la ligule de la feuille végétative. Cette interprétation, soutenue depuis longtemps, fut d'abord critiquée par Duval-Jouve (1864), mais quelques années plus tard, cet auteur se ralliait à l'opinion commune (cfr. Duval-Jouve, 1871).

Quelques auteurs récents ont cependant présenté d'autres interprétations. Bugnon (1921) considère une glumelle inférieure aristée du type *Avena* comme homologue d'une feuille de Dicotylédone pourvue d'une gaine, de deux stipules ou d'une ligule et d'un limbe réduit (ex.: bractées chez *Magnolia purpurea*, *Saxifraga crassifolia*, etc.). Les bractées non aristées (glumelles inférieures, glumes), ainsi que le limbe de la feuille végétative graminéenne seraient homo-

logues d'une telle feuille de Dicotylédone, réduite à sa gaine (comme on en trouve parmi les bractées des espèces précédentes).

Plus récemment, **Philipson** (1934 et 1935) s'écarte de l'interprétation classique en trouvant dans l'arête une partie seulement du sommet du limbe, la région de la glumelle qui se trouve au-dessus de l'insertion de l'arête représentant une autre partie de ce sommet.

c) Glumelle supérieure:

Cette pièce est en apparence adossée à l'axe de l'épillet; elle est bicarénée et pourvue de deux nervures, qui se trouvent en général dans les deux carènes.

Souvent, cette glumelle supérieure est bifide. D'après **Hackel** (1887), cette division serait tardive et provoquée par le développement du fruit; celui-ci, en grossissant, finit par fendre la glumelle qui l'enveloppe (par exemple: *Triticum monococcum*). Mais, souvent, on trouve la glumelle supérieure bilobée au sommet dès le stade le plus jeune, même avant le développement des pièces florales. La forme très particulière de cette pièce et son dédoublement fréquent ont donné lieu à des interprétations diverses.

Brown (1814) a considéré cette glumelle comme formée de deux pièces, indépendantes à l'origine et qui, avec la glumelle inférieure, constitueraient un périanthe trimère. **Turpin** (1819) montra que ces trois pièces ne pouvaient former un verticille, en faisant remarquer que les glumelles inférieure et supérieure ne sont pas insérées sur le même axe. **Schleiden** (1843) n'en soutint pas moins, plus tard, avoir observé cette verticillation au début du développement, la partie antérieure du verticille trimère devenant ensuite une glumelle inférieure. **Röper** (1844) réfuta l'argumentation de **Schleiden**. **Payer** (1857), **Godron** (1878), **Schuster** (1909), **Van Tieghem** et **Costantin** (1918), **Janchen** (1938), etc., ont interprété aussi la glumelle supérieure comme le résultat de la concrescence de deux pièces foliaires primitivement indépendantes; cette interprétation a servi d'argument en faveur de la bivalence de la préfeuille graminéenne.

Pour **Schacht** (1855), qui admettait l'existence d'un verticille trimère primitif, il y aurait eu avortement de la pièce antérieure de ce verticille. On retrouve une opinion analogue chez des auteurs tels que **Celakowsky** (1889), **Goebel** (1895), **Schuster** (1909), etc.; pour ceux-ci, les deux pièces admises dans la glumelle supérieure prendraient part à la formation d'un périgone externe trimère, dont la pièce antérieure serait avortée.

A côté des auteurs admettant la bivalence de la glumelle supérieure, il en est d'autres, plus nombreux, qui ont considéré cette glumelle comme une feuille unique, ne devenant bifide qu'au cours de son développement. Parmi ces auteurs, citons Link (1824), Bravais (1837), Röper (1844), Wigand (1854), Cosson (1854), Sachs (1874), Trécul (1887), Van Tieghem (1891), Rossberg (1935), etc.

En ce qui concerne la forme bicarénée de la glumelle supérieure, elle serait due à la pression d'après la plupart des auteurs, et notamment d'après Arber (1934): la glumelle supérieure se trouve effectivement serrée entre l'axe de l'épillet et l'axe floral par la glumelle inférieure axillante; elle prend la forme de l'espace disponible. On peut s'en rendre compte sur une coupe transversale d'un épillet, telle que celle des figures 5 à 8. On constate que la concavité dorsale de la glumelle supérieure correspond exactement à la convexité du rachis contre lequel elle était appliquée pendant son développement.

Pour confirmer cette opinion, on cite en outre le cas des fleurs pseudo-terminales chez *Hierochloa*. Ici, le rachis n'existe plus et la glumelle supérieure prend la forme unicarénée. Or, lorsque le rachis s'allonge accidentellement, la glumelle montre la forme habituelle bicarénée. (Doell, 1870, d'après Eichler, 1875). Un effet semblable de pression pourrait donner également une forme bicarénée à la glumelle inférieure de *Festuca*, d'après Arber (1934, fig. 30, p. 89).

Enfin, certains auteurs expliquent par l'effet d'une pression semblable l'avortement de la glume inférieure chez *Lolium*; Thompson (1924) attribue au même phénomène la tendance à l'«advancing sterility».

d) Glumellules ou lodicules:

Ces organes minuscules ont donné lieu à de nombreuses interprétations; beaucoup d'entre elles reposaient sur des observations inexactes, que les études modernes sur coupes en séries ont permis de rectifier; d'autres, reposant sur une interprétation erronée de la glumelle supérieure, n'ont pas été plus heureuses.

Ainsi, Wigand (1854) et Payer (1857) avaient affirmé que les lodicules se développent plus tard que les anthères; cette observation a été depuis longtemps reconnue inexacte. Turpin (1819) les considérait comme des ovaires abortifs; Kunth (1831) les assimilait à une ligule bifide appartenant à la glumelle supérieure. D'après

Wigand (1854), elles se forment comme des appendices latéraux de la glumelle supérieure, ce qui l'amène à les considérer comme des stipules de la glumelle supérieure, et à admettre que la fleur graminéenne est nue, c'est-à-dire sans périgone.

Hackel (1880 b), Schumann (1890), Van Tieghem (1891), etc., considéraient les lodicules comme une seule feuille, dont la partie médiane serait avortée, et qui se trouverait en alternance distique avec la glumelle supérieure; la troisième lodicule des *Bambuseae*, située en arrière, entre l'ovaire et la glumelle supérieure, était assimilée par ces auteurs à une troisième feuille, alternant avec la feuille précédente, formée par les deux lodicules antérieures. Ainsi, les lodicules auraient fait partie d'un périgone trimère interne.

Schenk (1867) avait trouvé chez certaines Graminées (notamment chez les *Molinia*), outre les deux lodicules habituelles, deux pièces accessoires, qui se trouvaient insérées un peu plus haut et en arrière; parfois, elles seraient libres, mais généralement elles seraient soudées avec les lodicules situées plus bas; il est déjà question de ces pièces accessoires dans les anciennes descriptions sous le nom de *lodicae bifidae vel dente laterali auctae*. Admettant deux paires de lodicules, il les interprète de la façon suivante. Les lodicules inférieures appartiendraient à une feuille alterne-distique avec la glumelle supérieure, et dont la partie médiane serait avortée. Les lodicules supérieures représenteraient les parties latérales d'une feuille alterne-distique avec la précédente, et dont la partie médiane serait encore présente dans les *Bambuseae*, mais avortée chez les autres Graminées. De cette manière, il admet deux feuilles périgoniales.

D'après Doell (1870), les lodicules inférieures représenteraient des stipules de la glumelle supérieure, et il les appelle « lodicules stipulaires », tandis que, pour les lodicules supérieures, il se range à l'opinion de Schenk. Pour justifier le caractère stipulaire qu'il attribue aux lodicules inférieures, il cite les cas d'*Oryza* et de *Zea*, où les lodicules sont souvent soudées avec les marges de la glumelle supérieure; et il les homologue à des appendices de la glumelle inférieure rencontrés souvent chez *Ichnanthus* et *Ehrharta*. Ensuite, il cite le cas des *Paniceae*, où les lodicules se trouveraient, d'après lui, en dehors de la glumelle supérieure; mais ceci, d'après Eichler (1875), empêcherait de considérer les lodicules comme des parties d'une feuille périgoniale.

Néanmoins, ce dernier auteur refuse d'accorder le caractère stipulaire aux lodicules; car dans la feuille végétative des Graminées les formations stipulaires se trouvent toujours au sommet de la gaine,

latéralement par rapport à la ligule. Les glumelles étant homologues des gaines, et le limbe étant représenté par l'arête quand elle existe, on ne devrait trouver de formations stipulaires qu'au niveau de l'insertion de l'arête; si celle-ci n'est pas présente, les formations stipulaires ne pourraient exister qu'au sommet de la glumelle, et non à sa base, comme **Doell** le suppose. En se basant sur ces arguments, **Eichler** est amené à comparer les lodicules inférieures aux *squamulae intravaginales* des *Najadeae* et *Hydrilleae*, qui ont la même forme externe que les lodicules et qui se trouvent aussi placées à la base des gaines foliaires comme ces lodicules. Or, on n'a jamais trouvé d'organes qui pourraient être assimilés à ces squamules dans les gaines foliaires des Graminées. Cette dernière hypothèse ne fut pas longtemps soutenue par son auteur, car, trois ans plus tard, il soutient la théorie émise par **Braun** (1875).

Reprenant l'opinion de **Schenk** (1867), suivant laquelle les lodicules inférieures (lodicules stipulaires de **Doell**) appartiendraient à une feuille dont la partie médiane serait avortée, **Braun** en fait une feuille périgoniale externe; et il considère les lodicules supérieures comme appartenant à un périgone trimère interne, dont la pièce médiane serait encore présente chez les *Bambuseae*.

Schuster (1909), ne parle plus de deux paires de lodicules; mais il considère l'ensemble des lodicules comme représentant un périgone trimère interne, dont la partie médiane avorte, sauf chez les *Bambuseae*. Il est d'accord avec **Goebel** (1895) pour regarder la glumelle supérieure comme équivalente à deux feuilles, et représentant le reste d'un périgone trimère externe.

Arber (1934) homologue la glumelle supérieure à une préfeuille de l'axe floral, les lodicules à un périgone interne trimère, dont la pièce interne serait seulement représentée chez les *Bambuseae*; le type intermédiaire entre les *Bambuseae* et les autres Graminées serait encore représenté chez *Stipa*. D'ailleurs, cette interprétation des lodicules, on la trouve déjà exposée chez **Lestiboudois** (1821).

Quant à la cause de l'avortement de la troisième lodicule, on fait intervenir ici encore généralement la pression; **Turpin** (1819) y voit un phénomène d'atrophie: cette lodicule postérieure « placée entre l'ovaire et la *spathelle* (= glumelle supérieure), est plus faible que les deux autres qui sont sur le côté extérieur. Cette faiblesse, très probablement produite par le voisinage de la *spathelle*, qui affame cette écaille, annonce déjà qu'elle doit insensiblement disparaître dans le plus grand nombre des *graminées*, où, en effet, on ne trouve plus que les deux écailles extérieures, c'est-à-dire celles qui s'adosent à la *bractée* (= glumelle inférieure) ».

En ce qui concerne l'anatomie des lodicules, on indique qu'elles présentent un tissu homogène spongieux, avec de grêles cordons conducteurs. D'après Zuderell (1909), il n'existerait dans ces cordons que du bois; mais Arber (1934) indique avoir trouvé aussi du liber.

3. REMARQUES SUR LES CARACTERES DISTINCTIFS DE *Lolium perenne* ET DES ESPECES VOISINES.

On trouve chez les auteurs et dans les flores quelques divergences relativement à la distinction des espèces dans le genre *Lolium*.

De Rouville (1853), Grenier et Godron (1855), Coste (1906), etc., séparent notamment les espèces *L. perenne*, *L. italicum*, *L. multiflorum*. Par contre, Rouy (1913) rattache à l'espèce *L. perenne*, comme sous-espèce, un *L. Boucheanum* Kunth, synonyme de *L. italicum* A. Br. D'autre part, Hegi (1906), Schindler (1925), Henning (1930), maintiennent l'espèce *L. italicum*, en donnant au binôme *L. multiflorum* la valeur d'un synonyme du précédent. Cosson et Germain de St. Pierre (1861) rangent en simples variétés du *L. perenne* les *L. italicum* et *L. multiflorum*, traduisant ainsi l'opinion exprimée antérieurement par Cosson, suivant laquelle il paraît « impossible de reconnaître une différence spécifique bien tranchée entre *L. perenne* et *L. italicum* ». (Bull. Soc. Bot. Fr., t. 6, 1859, p. 202).

Les caractères distinctifs principaux entre *L. perenne* et *italicum* seraient: glumelles inférieures sans arêtes chez *L. perenne* et aristées chez *L. italicum*; les feuilles pliées dans la jeune ébauche de *L. perenne* et enroulées à ce stade chez *L. italicum* (Braun 1834).

Divers auteurs ont indiqué la présence possible de glumelles inférieures pourvues d'arêtes chez *L. perenne*, et nous avons nous-mêmes fait des observations concordantes. Cosson et Germain de St. Pierre (1861), avaient groupé les individus ainsi aristés en une sous-variété *aristatum*, reprise par Rouy (1913).

En ce qui concerne l'enroulement des feuilles dans la jeune ébauche, nous avons également trouvé un échantillon de *L. perenne*, présentant à la fois des feuilles enroulées et des feuilles pliées. De telle sorte que nous nous rangerions volontiers à l'opinion de Cosson.

CHAPITRE III.

TECHNIQUE.

Toutes nos recherches ont été effectuées sur des échantillons frais ou sur des échantillons conservés dans l'alcool, récoltés en octobre 1937 dans les environs de Dijon.

Nous avons pris un premier aperçu de l'ontogénie, des modes et des lieux d'insertion des divers organes à l'aide du microscope bino-culaire à dissection; mais la méthode des coupes en série s'impose pour obtenir des données précises et aisément contrôlables; aussi, nous nous en sommes largement servi.

Les échantillons destinés aux coupes, débarrassés au préalable des gâines déjà durcies, ont été fixés pendant 24 heures environ dans un mélange chromacétique (Sol. d'acide chromique à 1 %, 15 vol.; acide acétique crist., 1 vol.). Après lavage à l'eau courante, puis déshydratation par l'alcool et traitement par l'essence de cèdre, ils ont été inclus dans la paraffine (à 52°).

Les blocs ont été débités au microtome, soit en coupes de 10 μ d'épaisseur, soit même en coupes de 5 μ d'épaisseur pour les très jeunes échantillons.

Nous avons employé avec succès la méthode de coloration à la Safranine-Lichtgrün (F. S. Grübler), déjà employée en particulier par Bugnon (1921), qui donne une excellente opposition de teintes entre les régions libériennes et ligneuses; en outre, la coloration des noyaux cellulaires par la safranine fait ressortir les tissus méristématiques et les cordons procambiaux parmi les tissus environnants. (Pour les détails, voir Langeron, 1925.)

Les échantillons trop minéralisés, qui se coupent difficilement au microtome, ont été traités, après la fixation habituelle et après un lavage à l'eau courante, par une solution de potasse (10 %) pendant plusieurs jours (4 ou plus, suivant les échantillons); ils ont été ensuite bien lavés à l'eau courante, puis à l'eau acétique (2 %); enfin déshydratés. A la suite de ce traitement, les éléments lignifiés ne se colorent plus par la safranine, ce qui rend les coupes moins lisibles. Pour remédier à cet inconvénient, nous avons traité les lames, après la dissolution de la paraffine, par l'acide acétique (5 %) pendant une heure; après un lavage dans l'eau pendant 10 minutes, nous avons appliqué la coloration au Lichtgrün. Par ce traitement, les membranes lignifiées sont colorées en vert plus foncé que les tissus environnants.

CHAPITRE IV.

OBSERVATIONS PERSONNELLES.

A. — OBSERVATIONS RELATIVES A LA MORPHOLOGIE ET A L'ANATOMIE DE L'APPAREIL VEGETATIF.

Les comparaisons que nous avons dû faire entre l'appareil végétatif et l'appareil floral nous ont amené à étudier surtout dans le premier les caractères de la feuille végétative; à l'occasion, nous avons pu observer en outre quelques traits de structure particulièrement intéressants, tels que l'organisation du méristème terminal de la tige et de la feuille ainsi que le développement de la préfeuille.

Nous noterons d'abord les résultats de nos observations sur ces points spéciaux, avant de décrire les caractères foliaires sur lesquels notre attention a été attirée.

1. — Initiales dans la tige et la feuille des Graminées.

On trouvera un exposé des diverses opinions émises à cet égard dans le travail de **Bugnon** (1924a). Nous rappellerons seulement qu'on a décrit pour la tige, tantôt trois initiales (**Van Tieghem** 1884, etc.), tantôt deux (**Douliot** 1891), **Bugnon** (1924a) a noté d'abord les sérieuses difficultés qui se présentent dans la recherche et l'étude de ces initiales; cependant, les observations qu'il a pu faire chez *Dactylis glomerata* L. et *Melica altissima* L. l'ont conduit à accepter finalement l'opinion soutenue par **Douliot** (1891). **Miltényi** (1931), qui a étudié les sommets végétatifs de la tige des céréales, note qu'il n'a pas réussi à y distinguer des assises histogènes.

Nous avons étudié des séries de coupes transversales de 5 μ d'épaisseur dans des sommets végétatifs de tige de *L. perenne*; l'ensemble des cellules de la figure 1a représente la coupe ultime dans un de ces sommets. La figure 1b est l'interprétation que nous offrons de cet ensemble. Ici, la cellule considérée comme initiale a seule son noyau représenté. La dernière cellule formée, numérotée 5, est plus petite que l'initiale et elle n'en est encore séparée que par une membrane très jeune. La cellule-fille précédente, numérotée 4, s'applique à la fois contre l'initiale actuelle et contre la cellule 5; elle vient de présenter une caryocinèse; les linéaments de la future membrane sont

déjà reconnaissables à l'équateur du fuseau. La cellule-fille précédente, numérotée 3, se trouve sur la face opposée de l'initiale par rapport à la cellule 4; elle s'applique également contre l'initiale actuelle et la cellule 5; elle a déjà subi un premier recloisonnement parallèle à la membrane de l'initiale à laquelle elle adhère; puis, chacune des deux cellules-filles s'est à nouveau recloisonnée perpendiculairement à la première cloison. La cellule-fille précédente, numérotée 2, est opposée à la cellule 5; elle s'applique à la fois contre l'initiale actuelle et contre les cellules 4 et 3 antérieurement formées; elle a déjà subi deux recloisonnements successifs; un troisième est en cours. Enfin, une cellule-fille, numérotée 1, se trouve du même côté que 5; ses propres cellules-filles sont déjà trop nombreuses pour figurer toutes dans la section considérée.

Nous donnons une figure et un schéma analogues pour le point végétatif d'une feuille de la même plante. Dans la figure 2a, correspondant à l'extrême sommet de la feuille, on voit une seule cellule avec son noyau et les marges des cellules qui, vraisemblablement, en dérivent. Dans la coupe sous-jacente, en mettant au point sur la région supérieure, on retrouve (fig. 3a) le contour de la base de la cellule précédente et les cellules dérivées; les numéros donnés à ces cellules dans les figures 2b et 3b, traduisent notre interprétation de leur formation successive à partir de l'initiale.

Il nous a semblé impossible, par la seule étude des coupes transversales, de déterminer s'il y avait d'autres initiales sous l'initiale terminale; des coupes longitudinales, que la direction particulière de nos recherches ne nous a pas amené à faire, auraient été nécessaires pour résoudre cette question.

2. — Préfeuille.

Comme nous l'avons déjà exposé dans la bibliographie, Bugnon (1921) a montré que, chez le *Dactylis glomerata* L., la préfeuille équivalait à une seule feuille, alterne-distique avec la suivante, et que sa nervure médiane se trouve dans la carène opposée à la nervure médiane de la feuille suivante. Il a constaté, en effet, que des deux cordons libéroligneux des carènes de la préfeuille, c'est le cordon de la carène opposée à la nervure médiane de la feuille suivante qui apparaît et se différencie le premier. Ce devrait être le contraire, à cause de la phyllotaxie, si la préfeuille était formée de deux feuilles soudées. Cette interprétation a été confirmée par Arber (1923) et Guillaud (1924) sur diverses espèces.

Chez *L. perenne*, le nombre des bourgeons axillaires rencontrés

dans les pousses végétatives est relativement moindre que chez le *Dactylis glomerata*, ce qui limite, dans les séries de coupes, les chances d'observation de bourgeons axillaires à l'état favorable de différenciation. Dans tous les cas que nous avons pu étudier, s'il y a une différence dans l'époque d'apparition des deux cordons des carènes de la préfeuille, et ensuite dans leur état de développement, cette différence nous est apparue trop peu sensible pour pouvoir affirmer que l'un des cordons est en avance nette sur l'autre. Si nous n'en pouvons tirer de conclusion favorable à l'interprétation de Bugnon (1921), il est évident qu'on ne peut pas davantage en tirer un argument en faveur de la bivalence.

3. — La feuille végétative.

L'étroite ressemblance entre la feuille végétative de *L. perenne* et celle de *Dactylis glomerata* L. nous permettra d'abrégier beaucoup notre description, la feuille de *D. glomerata* ayant été elle-même décrite en détail par Bugnon (1921). Nous noterons seulement les observations suivantes.

La surface ventrale du limbe est bien distincte de celle de la gaine grâce à l'existence, sur la première, de crêtes et de sillons longitudinaux, qui se développent précocement (fig. 11). Toutefois, à l'extrême base du limbe adulte, on remarque une zone blanche sur laquelle les crêtes et les sillons s'atténuent très vite et finissent par disparaître quand on se rapproche de l'insertion de la ligule.

Le sommet du limbe est plié suivant la nervure médiane et se termine en une sorte de gouttière ou du capuchon (fig. 12), dont la forme varie avec l'âge de la feuille.

L'ordre de différenciation des cordons conducteurs est intermédiaire entre celui des types *Oryza* et *Dactylis*, distingués par Bugnon (1921). Dans le limbe (fig. 11), il se rapproche davantage du type *Dactylis*; c'est le contraire dans la gaine (même figure); mais ces divergences ne paraissent pas être suffisamment marquées pour créer une opposition nette entre limbe et gaine. La feuille végétative de *L. perenne* est, en effet, de taille plus faible que celle des *Dactylis* et *Oryza* et, corrélativement, le nombre des cordons libéro-ligneux reste trop limité pour offrir des stades très divers de différenciation.

En ce qui concerne les caractères et la position de ces cordons dans les deux organes, nous devons signaler surtout les particularités de la base de la gaine, dans la portion renflée au niveau du nœud. Dans la feuille adulte, l'épaisseur de la gaine est ici à peu près double de celle que présente la gaine aux niveaux supérieurs; les cordons

conducteurs, qui conservent sensiblement le même calibre, se trouvent donc éloignés davantage des épidermes et surtout de l'épiderme dorsal. Le massif de sclérenchyme situé du côté dorsal s'est accru d'une façon très notable (fig. 13).

B. — OBSERVATIONS RELATIVES A LA MORPHOLOGIE ET A L'ANATOMIE DE L'APPAREIL FLORAL.

1. — GLUME.

a) EPILLETES LATÉRAUX A UNE SEULE GLUME (EXTERNE).

Forme d'ensemble et nervation de la glume.

La glume normale des épillets latéraux, lorsqu'elle atteint sa taille définitive, vers l'époque de la formation des tétrades dans les anthères, a la forme d'une lame de contour ovoïde-aigu, à face ventrale concave, à face dorsale convexe (fig. 16a). A sa base, elle n'enveloppe pas complètement l'axe de l'épillet, alors que la gaine des feuilles végétatives s'insère sur tout le pourtour de la tige. Aucun accident de surface ne permet de distinguer une limite entre deux régions distinctes, proximale et distale, comme dans la feuille végétative. Sa nervation est, par contre, semblable à celle d'une feuille végétative: on y trouve une série de nervures parallèles, dont une médiane, la première formée, deux latérales et un certain nombre de marginales et d'intermédiaires; ces nervures se forment successivement, dans l'ordre indiqué sur la même figure. Ce mode de différenciation se rapproche donc du type *Oryza* distingué par Bugnon (1921). Comme dans une feuille végétative également, la différenciation définitive des tissus progresse à partir du sommet. Il en est de même pour les glumelles inférieures et supérieures, dont il sera question plus loin.

Structure.

Sur la section transversale d'une glume, vers le milieu de sa hauteur, l'épaisseur est maxima au niveau de la nervure médiane; la glume s'amincit progressivement vers les marges, qui finissent par n'être plus épaisses que de deux assises cellulaires ou même d'une seule. La face ventrale de la glume est en général pourvue, sous l'épiderme, d'un hypoderme sclérifié; ce tissu reste limité à quelques assises cellulaires. Chaque nervure est entourée d'une gaine sclérifiée; pour les cordons principaux (médians et latéraux notamment), ces gaines sont reliées à l'épiderme dorsal de la glume par un chlorenchyme et reliées par du sclérenchyme à l'épiderme ventral.

A sa base, la glume présente quelques modifications structurales: elle acquiert à ce niveau son maximum d'épaisseur; l'épaississement gagne même les marges, sauf la partie extrême de celles-ci (fig. 16a), d'où un passage brusque de la région épaisse à la marge restée mince. La majeure partie de cette région marginale épaissie présente une sclérification précoce; les deux massifs scléreux ainsi formés peuvent être suivis jusqu'à la base de la glume; on les retrouve encore plus bas dans le nœud et même jusqu'à la base de l'épillet.

Par deux de ces caractères structuraux (épaisseur relative, importance des massifs de sclérenchyme adossés aux cordons conducteurs), la base de la glume n'est pas sans rappeler la base renflée de la gaine de la feuille végétative.

Au nœud (fig. 16b), les cordons libéroligneux de la glume sont disposés sur un arc, autour des cordons libéroligneux de l'axe de l'épillet, eux-mêmes groupés en cercle. Le contour de l'axe de l'épillet reste marqué sur une certaine hauteur par un anneau sclérifié, paraissant prolonger l'hypoderme sclérifié que cet axe possède dans sa partie libre; cet anneau se raccorde aux deux massifs de tissu semblable décrits plus haut et correspondant aux deux marges de la base de la glume; les deux massifs sclérifiés latéraux existent encore à un niveau inférieur, alors qu'a disparu l'arc sclérifié qui les réunissait suivant la ligne axillaire de la glume (fig. 14).

Base de l'épillet.

Au niveau de l'insertion de l'épillet sur l'axe de l'épi, dans la région axillaire (p, fig. 14, 20a et 22 a-b), on trouve chez tous les échantillons étudiés un tissu d'allure méristématique, qui est plus ou moins développé, tant du côté de l'axe de l'épi que du côté de l'axe de l'épillet. Il sépare les cordons conducteurs de l'épi et ceux de l'épillet et, dans sa région médiane, ses cellules sont plus plates, comme si elles étaient soumises à une pression plus forte qu'ailleurs. Cette pression serait sans doute à rapporter aux gaines foliaires qui emprisonnent l'épi en voie de développement; c'est elle qui provoquerait la formation des excavations du rachis de l'épi, formant des loges pour les épillets; c'est à elle qu'il faudrait peut-être aussi attribuer la forme cylindrique des épillets avant l'épiaison.

Contre ce tissu méristématique, du côté de l'épillet, sous la base des marges de la glume normale (s. fig. 14 et 16b), on observe les deux massifs latéraux de tissu sclérifié dont il a été question plus haut.

b) EPILLETS LATÉRAUX A DEUX GLUMES.

Forme d'ensemble et nervation de la glume interne.

La glume interne, qui peut apparaître exceptionnellement dans les épillets latéraux, est généralement beaucoup plus petite que la glume externe (fig. 15a et b); elle est pourvue de nervures peu développées, parfois même dépourvue de nervures. Lorsqu'elle est nerviée, elle a généralement une seule nervure, médiane et entourée par une gaine fortement sclérifiée. Nous ne l'avons jamais vu bicarénée, à l'encontre des indications données par Eichler (1875) et Van Tieghem (1891).

Structure des glumes.

La glume externe ne présente rien de particulier par rapport à la glume unique des épillets latéraux normaux, tant en ce qui concerne sa structure que sa forme d'ensemble; ce n'est qu'au nœud qu'on voit apparaître quelques particularités: sur le côté libre de l'axe de l'épillet (celui qui n'est pas enveloppé par la base de la glume externe), le sclérenchyme hypodermique prend une grande extension et relie en une bande continue, marquée toutefois d'îlots non sclérifiés (p, fig. 15a), les deux massifs de sclérenchyme qui se trouvent au-dessous des marges sclérifiées de la glume externe.

La glume interne présente dans sa partie supérieure une organisation assez analogue à celle d'une glume externe. A sa partie inférieure la sclérification, à partir de la face ventrale, intéresse une plus grande épaisseur de tissu; elle peut même s'étendre à toute l'épaisseur de la glume. Au nœud (fig. 15c), ce tissu sclérifié forme un deuxième arc qui vient s'appuyer sur la large bande sclérifiée décrite plus haut.

Base de l'épillet.

Dans les quelques cas d'épillets latéraux à deux glumes que nous avons pu étudier, et notamment dans celui auquel correspondent les figures 15a à d, la partie inférieure de l'axe de l'épillet, au-dessous de la glume externe, est plus longue que pour un épillet à une seule glume.

Dans le nœud de la glume interne et dans la partie sous-jacente de l'axe de l'épillet (fig. 15d), le tissu sclérifié décrit au niveau de l'insertion de la glume interne, tend peu à peu à disparaître; il finit par n'être plus représenté que par la gaine scléreuse de la trace du cordon médian (gs, fig. 15d); il est remplacé par un tissu parenchymateux d'allure méristématique, analogue à celui qui se trouve dans la région axillaire de l'insertion des épillets latéraux sur l'axe de

l'épi; mais ce tissu méristématique est ici beaucoup plus puissamment développé. De plus, on constate que les cellules qui le constituent ne sont pas aplaties dans la région médiane, à l'inverse de ce qui a été décrit plus haut pour l'épillet à une seule glume. Ceci traduirait peut-être une pression moins forte de la part des gaines foliaires. C'est ce même tissu méristématique qui sert de soubassement à la glume interne et qui lui a probablement donné naissance.

c) EPILLETS TERMINAUX.

Comme nous l'avons déjà décrit antérieurement, les épillets terminaux de *L. perenne* ont deux glumes (fig. 27a) en alternance distinctive régulière avec les épillets latéraux sous-jacents. La seule différence remarquable est l'absence, à la base de l'épillet terminal, d'un tissu méristématique analogue à celui qui existe au niveau d'insertion des épillets latéraux sur l'axe de l'épi.

d) VALEUR DE L'EXPLICATION PROPOSEE POUR L'ABSENCE HABITUELLE DE LA GLUME INFÉRIEURE (INTERNE) DANS LES EPILLETS LATÉRAUX DES *LOLIUM*.

Nous avons vu, dans l'exposé bibliographique, qu'en considérant l'organisation d'épillets complètement développés, on attribue à une compression l'absence habituelle de la glume inférieure dans les épillets latéraux des *Lolium*. Nous avons nous-même noté des effets possibles de la pression des feuilles entourant l'épi.

Peut-on penser à une compression de l'épillet contre l'épi, capable d'empêcher le développement de la glume interne?

En remarquant que la glume inférieure est la première pièce foliaire qui devrait se former dans l'ébauche d'un épillet latéral, nous sommes amené à nous demander si la première ébauche des épillets latéraux supporte effectivement une pression quelconque.

Or, la dissection et l'examen microscopique d'épis très jeunes (5 mm de longueur par exemple) révèlent qu'à ce moment l'épi n'est pas au contact du fourreau foliaire qui l'enveloppe; il se trouve dans une cavité trop grande pour lui.

L'observation des très jeunes ébauches d'épillets au microscope binoculaire, l'observation des coupes transversales dans un très jeune épi, révèlent qu'à ce stade l'axe d'un épillet forme un angle assez ouvert avec l'axe de l'épi; d'autre part, les cellules situées dans l'aisselle du très jeune épillet ne présentent aucune marque de l'aplatissement qu'on pourra y reconnaître plus tard.

C'est seulement au cours de l'épaississement général de l'épi et de l'allongement des épillets, que le fourreau foliaire contraindra ceux-ci à s'appliquer contre l'épi par la face interne et que les conséquences d'une compression pourront apparaître.

D'ailleurs, il en est à peu près de même pour la préfeuille des bourgeons axillaires dans la région végétative. Bugnon (1921, p. 50) a déjà montré que c'est « le côté de la préfeuille compris entre le bourgeon et la tige-support qui se développe plus tôt, plus vite et davantage que le côté externe », et il en a conclu que « ce n'est donc pas la pression qui intervient en premier lieu pour donner à la préfeuille ses caractères particuliers ».

Enfin, la feuille axillante de l'épillet, placée à l'apposé de la glume interne, n'avorte-t-elle pas, elle aussi, régulièrement?

Nous pensons par conséquent, que l'absence de la glume inférieure, ou interne, ne peut pas être le résultat d'une pression. Si nous remarquons la fréquence, dans les inflorescences en général, de la réduction ou même de l'atrophie complète des feuilles axillantes de divers ordres, ne pourrions-nous rapporter à la même cause générale, d'ailleurs mal connue, l'atrophie non seulement des feuilles axillantes des épillets, mais aussi de la glume interne des épillets dans le genre *Lolium* et dans les espèces telles que *Psilurus nardoides* Trin., *Monerma* sp. Beauv., *Lepturus cylindricus* Trin., *Digitaria filiformis* Koel., etc.

2. — GLUMELLE INFÉRIEURE.

Forme d'ensemble et nervation.

La glumelle inférieure normale, lorsqu'elle atteint sa taille définitive, vers la même époque que la glume, a une forme qui rappelle de très près celle de la glume, mais des dimensions généralement plus réduites. Comme la glume encore, elle n'enveloppe pas complètement l'axe de l'épillet à sa base (fig. 27); plus haut, les deux marges peuvent cependant arriver à se toucher. Comme chez la glume, aucun accident de surface ne permet de distinguer une limite entre deux régions distinctes, proximale et distale. Généralement, la glumelle inférieure présente seulement cinq nervures parallèles, dont une médiane, la première formée, deux latérales et deux intermédiaires; elles se forment successivement, dans l'ordre indiqué sur la figure 22c; ce nombre restreint de nervures paraît en rapport avec la taille réduite de l'organe.

Structure.

L'épaisseur de la glumelle inférieure n'atteint pas le tiers de celle de la glume; généralement cette épaisseur ne dépasse pas une dizaine d'assises cellulaires au niveau de la nervure médiane; l'épaisseur est maxima au niveau des nervures latérales; à partir de là, la glumelle s'amincit progressivement vers les marges, qui finissent par n'être plus épaisses que de deux assises cellulaires ou même d'une seule, comme dans la glume.

La face dorsale de la glumelle inférieure est en général pourvue, sous l'épiderme, d'un hypoderme formé d'environ quatre assises de petites cellules allongées et serrées l'une contre l'autre (fig. 4); cet hypoderme s'étend de la ligne médiane jusqu'au niveau des nervures latérales. Au cours du développement ultérieur de la glumelle, ce tissu devient sclérifié.

La face ventrale de la glumelle inférieure est pourvue d'un épiderme à cellules relativement grosses et d'abord plus ou moins allongées perpendiculairement au plan de la feuille (fig. 4); dans la glumelle inférieure adulte, vers l'époque de la maturité du pollen par exemple, ces cellules épidermiques sont devenues plutôt étirées dans le plan de la surface foliaire.

Chaque nervure est entourée d'une gaine sclérifiée, moins importante que dans le cas de la glume; à l'inverse de ce que nous avons noté chez les glumes, ces gaines scléreuses ne sont reliées par du sclérénchyme ni à l'épiderme dorsal ni à l'épiderme ventral.

Base de la glumelle inférieure.

Au niveau de l'insertion de la glumelle inférieure sur l'axe de l'épillet, on ne remarque pas les tissus parenchymateux ou scléreux décrits au nœud de la glume des épillets latéraux.

Sommet de la glumelle inférieure.

Comme chez les glumes, la glumelle s'amincit vers le sommet et se termine en pointe; dans quelques cas, la nervure médiane, qui se prolonge le plus loin dans la pointe, se continue dans une arête, insérée peu au-dessous du sommet; le reste du sommet persiste sous la forme d'une lamelle, épaisse seulement de deux ou trois assises cellulaires, pourvue ou dépourvue de nervures (scli₂, fig. 29b et scli₁, fig. 29 c).

3. — GLUMELLE SUPERIEURE.

Forme d'ensemble et nervation.

La glumelle supérieure normale, lorsqu'elle atteint sa taille définitive, vers la même époque que les bractées antérieurement décrites, a une forme bicarénée (fig. 8) qui rappelle de très près celle de la préfeuille d'un bourgeon végétatif axillaire. A l'inverse de cette dernière, la glumelle supérieure n'enveloppe pas complètement l'axe floral à sa base et ses deux marges n'arrivent pas à se toucher. Comme chez les autres bractées de l'épillet, aucun accident de surface ne permet de distinguer une limite entre deux régions distinctes, proximale et distale. Très souvent, la glumelle supérieure est bilobée au sommet dès le stade le plus jeune, même avant le développement des pièces florales sexuelles.

En général, la glumelle supérieure présente deux nervures parallèles, qui se trouvent placées chacune dans une des deux carènes (fig. 8 et 22 à 26). Les cordons procambiaux de ces nervures paraissent se former simultanément ou presque; cependant, on peut remarquer parfois, dans le développement ultérieur de ces deux cordons, une légère différence dans l'époque d'apparition des premiers éléments libériens.

Structure.

L'épaisseur de la glumelle supérieure est plus faible encore que celle de la glumelle inférieure. Dans la partie médiane, cette épaisseur comprend environ cinq assises cellulaires. L'épaisseur est maxima au niveau des carènes; à partir de là, la glumelle supérieure s'amincit vers les marges, comme pour la glumelle inférieure. Comme pour celle-ci enfin, l'épiderme ventral de la glumelle supérieure est formé de cellules relativement grosses et plus ou moins allongées.

4. — GLUMELLULES OU LODICULES.

Ces organes minuscules, au nombre de deux, sont insérés sur l'axe floral un peu au-dessus de la glumelle supérieure et sur le côté opposé à celui de l'insertion de cette pièce. Les lodicules sont constituées d'un tissu parenchymateux sans différenciations très accusées. Elles peuvent être dépourvues de faisceaux libéro-ligneux et même de cordons procambiaux bien caractérisés; quand elles en possèdent, ils sont distribués comme l'indique la figure 25. Dans les lodicules adultes, au moment de leur turgescence, on peut observer dans tous les cordons conducteurs quelques éléments libériens et parfois aussi quelques petits vaisseaux.

C. — ANOMALIES OBSERVEES CHEZ L. PERENNE.

Parmi les nombreuses anomalies que nous avons pu étudier, nous décrirons seulement les cas qui nous ont paru intéressants du point de vue de l'étude entreprise; quelques-uns semblent n'avoir pas encore été signalés; d'autres sont considérés comme très rares dans les ouvrages classiques de tératologie (Moquin-Tandon 1841, Masters 1869, Penzig 1922, Vuillemin 1926, etc.).

Nous classerons les cas étudiés sous les deux rubriques suivantes:

1. — Anomalies de la région végétative.

2. — Anomalies de l'inflorescence.

1. — ANOMALIES DE LA REGION VEGETATIVE.

Feuilles végétatives bilobées.

Deux feuilles d'un même bourgeon terminal se montrent divisées suivant le plan médian, l'une F_3 sur presque toute la hauteur de son limbe, l'autre F_1 non seulement sur toute la hauteur du limbe, mais encore sur la partie supérieure de la gaine. Nous n'avons pas trouvé de cas analogue antérieurement décrit.

Dans la figure 17a, on voit l'ensemble des feuilles du bourgeon autour du sommet végétatif de la tige; la feuille la plus externe, représentée ici par sa gaine, est désignée conventionnellement par F_1 ; les feuilles suivantes F_2 , F_3 , etc. sont toutes coupées au niveau de leur limbe. La feuille externe F_1 et la feuille superposée F_3 ne possèdent pas de nervure dans le plan médian; les feuilles F_2 et F_4 , sont à cet égard normales; deux portions de la ligule de F_2 sont visibles et indiquent que la coupe passe un peu au-dessus de la base du limbe de cette feuille; la partie médiane des feuilles F_1 et F_3 et une marge de la feuille F_2 sont soudées entre elles en une espèce de « pont » (pn., fig. 17a).

Plus haut (fig. 17b), F_3 se détache la première de ce « pont » et elle apparaît déjà en voie de scission; une partie de la ligule de F_2 est encore visible sur cette coupe.

Plus haut encore (fig. 17e), F_2 se détache complètement du « pont »; une excroissance ventrale de F_1 persiste seule de cette région commune. Dans la figure 17d, F_3 est définitivement partagée en deux limbes, et l'excroissance ventrale de F_1 diminue d'importance.

Enfin, dans la figure 17e, F_1 se montre aussi partagée en deux; la coupe passe dans la partie supérieure de la gaine pour une des

moitiés, dans la partie inférieure du limbe et dans la ligule pour l'autre moitié.

D'après la phyllotaxie du bourgeon considéré, chacune des deux feuilles anormales ne paraît pas pouvoir être interprétée comme le résultat de la concrescence de deux feuilles, mais seulement comme le résultat de la division en deux lobes d'une feuille unique.

2. — ANOMALIES DE L'INFLORESCENCE.

a) FEUILLE AXILLANTE D'ÉPILLET.

Dans un très jeune épi (fig. 10b), le premier épillet à partir de la base est exceptionnellement pourvu d'une feuille axillante. Cette feuille axillante se présente sous la forme d'une bractée relativement courte, sans différenciation en limbe et gaine; elle s'insère au nœud sur la moitié environ de la circonférence de l'axe de l'épi (fig. 10a).

La feuille immédiatement inférieure comprend gaine et limbe, nettement séparés par une ligule en voie de différenciation. Une section du limbe, montrant les crêtes et sillons de la face ventrale, apparaît sur la figure 10c; une section de la gaine, peu au-dessus du nœud, se trouve sur la figure 10a; enfin, c'est au niveau de la section représentée dans la figure 10b qu'on peut trouver l'ébauche de la ligule. Mais, exceptionnellement pour une feuille végétative, la gaine de cette feuille n'arrive pas à envelopper complètement l'axe et, au nœud, elle ne s'insère pas sur la circonférence complète de la tige.

b) ORGANES BRACTEIFORMES ET APPENDICES ENIGMATIQUES.

Les organes bractéiformes latéraux des épillets.

De part et d'autre de la base des épillets latéraux de *Lolium*, on trouve parfois deux organes, en forme de bractées et pourvus de nervures (fig. 20b et 22b), dont l'interprétation paraît assez difficile. Ces deux organes ont été considérés par Röper (1873) et Godron (1880), comme représentant la glume inférieure généralement avortée; elle se serait divisée complètement en deux lobes par suite d'une pression considérable que produirait l'axe de l'épillet contre l'axe de l'épi.

Nous rappellerons d'abord, ainsi que nous l'avons fait remarquer dans l'étude de la glume interne, qu'il ne paraît pas possible d'admettre l'existence d'une telle pression, au début du développement d'un épillet. D'autre part, si la division longitudinale en deux lobes

d'une pièce primitivement unique était le fait d'une pression tardive, on trouverait cette pièce encore entière dans des épis assez jeunes. Or, dans tous les cas observés d'une glume interne, cette pièce ne présente, même à l'âge adulte, aucun signe de pression suivant sa nervure médiane, qui est dès l'origine et demeure jusqu'à la fin la région la plus épaisse de l'organe (fig. 15a et b). La pression ne paraît donc pas pouvoir être mise en cause dans l'explication à donner de ces pièces anormales. Et par suite, il n'est pas possible de les faire dériver d'une glume interne, en position alterne-distique régulière par rapport à la glume externe normale.

L'interprétation proposée par les anciens auteurs ne peut donc être maintenue. Les quelques cas que nous avons pu examiner personnellement ne paraissent d'ailleurs pas se prêter à une interprétation commune. Nous en examinerons deux principaux.

1er cas.

La figure 19 représente l'épillet anormal, vu de côté, et dont la base est cachée par l'une des pièces bractéiformes. Sur la figure 20b, correspondant à une coupe au niveau x - y de la figure précédente, on voit les deux pièces anormales entourer surtout l'axe de l'épi; en suivant les coupes vers le bas, jusqu'au nœud d'insertion de l'épillet, on constate (fig. 20a) que les pièces anormales viennent s'insérer sur l'axe de l'épi et, par une de leurs marges seulement, contre la base de l'axe de l'épillet.

C'est là le niveau d'insertion de la feuille axillante de l'épillet, feuille normalement avortée, mais dont nous avons cependant pu observer le développement dans le cas anormal décrit ci-dessus. Il semble ici le plus plausible de considérer ces deux organes comme des parties marginales, seules développées, de la feuille axillante de l'épillet. Leur structure rappelle celle des marges d'une glume normale.

2me cas.

Il s'agit d'un épillet anormalement ramifié, qui comporte deux épillets, tous les deux orientés comme un épillet normal, et dont l'un, interne, se trouve compris entre l'autre, externe, et l'axe de l'épi (fig. 22c). L'épillet interne n'a pas de glume; à son premier nœud se trouve insérée une glumelle inférieure, du côté de l'axe de l'épi. L'épillet externe est pourvu d'une glume, elle-même externe et insérée au-dessus du niveau de séparation des deux axes d'épillets. Sur la base de l'axe commun, servant de support aux deux épillets, s'insèrent, latéralement et en opposition, les deux pièces bractéiformes (fig. 22a).

Leur structure rappelle celle des glumes; la symétrie des cordons conducteurs est toutefois moins nette que dans une glume normale.

Il s'agit donc ici de pièces appartenant à l'épillet et non plus, comme dans le cas précédent, à l'épi. A-t-on affaire à des pièces indépendantes, ou à des lobes d'une pièce unique? Il semble difficile d'en décider. Dans la première hypothèse, on ne pourrait les assimiler qu'à des glumes surnuméraires, ayant une situation phyllotaxique singulière, rappelant celle des feuilles d'un bourgeon végétatif axillaire. Dans la deuxième hypothèse, on pourrait les considérer sans doute comme représentant une glume basale externe, divisée en deux lobes symétriques et largement séparés; on pourrait trouver des termes de comparaison, par exemple, dans la dichotomie de feuilles cotylédonairens telles que celles de *Mercurialis annua* (cfr. Bugnon, 1922 et 1923).

Appendices énigmatiques sur l'axe de l'épi.

1. Par son lieu d'insertion, on pourrait peut-être rapprocher l'appendice représenté dans les figures 18a et b de l'un des deux appendices bractéiformes du premier cas décrit ci-dessus. Mais ce nouvel organe a des dimensions beaucoup plus réduites et une structure beaucoup plus simple: on n'y trouve pas de cordons conducteurs: le tissu assez homogène qui le constitue est lacuneux et sclérifié.

2. Un autre cas est représenté dans les figures 21a et b. Deux appendices énigmatiques y paraissent, insérés directement sur l'axe de l'épi, à une certaine distance des nœuds de deux épillets successifs, mais plus près de l'épillet supérieur.

Le premier, x, est en position latérale par rapport aux orthostiques des épillets; il est pourvu de quelques cordons conducteurs, de telle sorte qu'on aurait pu l'assimiler à un organe bractéiforme s'il s'était trouvé en rapport de position convenable avec un épillet. On ne pourrait le rapprocher des organes bractéiformes insérés au niveau de la feuille axillante d'un épillet qu'en admettant un accroissement intercalaire exceptionnel.

Le deuxième, y, se trouve sur l'un des orthostiques des épillets; il est dépourvu de cordons conducteurs; sa structure relativement simple ne rappelle pas celle d'une bractée. Nous avons encore observé, dans un autre épi, un organe du même type que le précédent; mais, au lieu d'être dirigé vers le haut, il tournait sa pointe vers le bas.

c) PROLIFICATION.

Nous utiliserons ce terme pour désigner les cas où, dans un épillet, les bractées prennent plus ou moins complètement les caractères d'une feuille végétative. De nombreux auteurs emploient comme synonyme le terme de viviparie; nous suivrons à cet égard Arber (1934), pour réserver ce dernier terme aux cas de germination d'une graine *in situ*, la pousse végétative qui en résulte appartenant ainsi à un nouvel individu. La vraie viviparie paraît rare chez les Graminées (*Melocalamus*), tandis que la prolifération est très fréquente; elle a, par suite, fait déjà l'objet de nombreuses études. Dès 1845, Mohl la décrivait avec précision chez *Poa alpina* var. *vivipara*. Parmi les travaux récents, nous citerons spécialement celui d'Arber (1934), où l'on trouve des dessins et des remarques concernant les épillets prolifères de *L. perenne*.

On a distingué (Driesch, 1901) deux modes de prolifération, suivant la précocité de la transformation de l'organe: la phyllodie peut se produire tardivement, transformer l'organe seulement après qu'il a fonctionné avec son rôle originel; ou bien elle peut se produire d'emblée, affecter l'ébauche de l'organe, lequel ne remplira plus à aucun moment sa fonction primitive.

Chez *L. perenne*, nous avons trouvé des cas correspondant à ces deux modes. Mais dans tous les cas observés, c'est la glumelle inférieure qui était transformée en feuille végétative. A l'aisselle d'une glumelle inférieure ainsi frappée de phyllodie, on peut trouver une glumelle supérieure et les organes sexuels, normaux ou plus ou moins avortés; ou bien toute trace de bourgeon axillaire floral a disparu; la bractée considérée ne fonctionne plus comme glumelle inférieure, en raison sans doute de la précocité de la phyllodie qui l'affecte.

Ces deux cas peuvent parfois coexister dans le même épillet; les pièces méritant encore le nom de glumelles inférieures étant toujours à la base de l'épillet (fig. 23). Dans cette figure, au niveau où l'épillet est coupé, la pièce enveloppante a encore certains caractères d'une glumelle inférieure, bien qu'elle ait un nombre accru de nervures; toutes les pièces suivantes présentent une région basale close comme une gaine, une région supérieure ouverte pourvue de crêtes et de sillons sur la face ventrale comme un limbe, et aussi une ligule. Les trois plus inférieures ont encore, comme la pièce enveloppante, un bourgeon axillaire floral plus ou moins modifié. L'axe de l'épillet se termine par un point végétatif très semblable à celui d'une pousse végétative.

d) POINTS VEGETATIFS DE RACINES DANS UN EPILLET.

Dans divers épillets prolifères, nous avons trouvé un niveau d'apparition de racines latérales. Comme on peut le voir sur la figure 24, deux points végétatifs de racines, dont on distingue nettement le méristème terminal endogène et la poche digestive, se sont formés au même niveau, en croix avec les orthostiques des épillets. Dans d'autres cas, les jeunes racines étaient déjà plus avancées; elles s'étaient allongées parallèlement à l'axe de l'épillet et on trouve leurs coupes transversales sur les sections transversales des épillets; comme on peut le voir sur la figure 26, la différenciation du cylindre central est déjà poussée assez loin.

A notre connaissance, des faits de ce genre n'ont pas encore été signalés. Ils ne manquent pas d'un certain intérêt biologique: les épillets prolifères, pourvus d'ébauches de racines, pourraient sans doute, en se détachant de la plante-mère et en trouvant des conditions favorables, constituer de nouveaux individus presque aussi facilement que des embryons issus de graines.

e) ANOMALIE DE PHYLLOTAXIE.

Dans un seul cas (fig. 27), nous avons pu observer une succession de bractées qui ne se présentait pas suivant l'ordre alterne-distique, si constant chez les Graminées. La première glumelle inférieure, à la base d'un épillet, au lieu d'être sur la face de l'axe de l'épillet opposée à celle qui porte la glume, se trouve ici superposée à cette glume, sur le même orthostique. Nous avons vainement cherché une trace d'une glumelle inférieure, en position normale par rapport à la glume, et dont on aurait pu, *a priori*, supposer l'avortement pour expliquer cette anomalie.

f) ANOMALIES DE LA GLUMELLE INFÉRIEURE.

Glumelle à deux arêtes.

Dans un épillet terminal à glumelles inférieures aristées, la première glumelle inférieure à partir des glumes (gli₁, fig. 28) présente une nervure médiane normale à sa base, mais qui s'atténue progressivement en montant et qui disparaît tout à fait dans la région supérieure. Par contre, les deux nervures latérales ne subissent pas cette dégradation et chacune d'elles se prolonge dans une arête insérée un peu en deçà du sommet; ces deux arêtes sont symétriques par rapport au plan médian de la glumelle et remplacent l'arête médiane absente (fig. 29a à c).

Glumelle à base enveloppant complètement l'axe de l'épillet.

Dans un épillet latéral, paraissant normal dans son ensemble, nous avons trouvé une glumelle inférieure (la première à partir de la glume), dont les marges s'étendent à la base tout autour de l'axe de l'épillet (fig. 5a à e), à la manière d'une gaine de feuille végétative. Un peu plus haut, cette glumelle reprend la forme et les relations habituelles des glumelles inférieures. On peut remarquer, en outre, que la glumelle supérieure de la même fleur n'est pas bicarénée dans sa partie inférieure; il y a peut-être une relation entre ces deux anomalies.

Glumelle se terminant en capuchon.

Dans un épillet prolifère, une glumelle inférieure du sommet de l'épillet (fig. 6a à d), présente à sa pointe ses deux marges apparemment soudées sur une certaine hauteur, de manière à constituer un capuchon terminal; ce capuchon n'est pas sans analogie avec celui qui termine le limbe d'une très jeune ébauche foliaire (fig. 12b).

Glumelle passant aux feuilles végétatives.

Dans les épillets prolifères, on trouve divers termes de passage entre les glumelles inférieures typiques et les feuilles végétatives. Nous noterons particulièrement le cas représenté dans la figure 25. Ici, la glumelle s'est élargie, le nombre des cordons conducteurs s'est accru: au lieu des cinq qu'on trouve d'habitude, on en compte onze. De plus, ces cordons déterminent sur la face dorsale de la glumelle de petites carènes.

Glumelle bilobée au sommet.

Enfin, dans un épillet normal très jeune, nous avons observé une glumelle inférieure partagée au sommet en deux lobes égaux et symétriques (glib, fig. 7b).

g) ANOMALIES DE LA GLUMELLE SUPERIEURE.

Glumelle bifide.

La fréquence des glumelles supérieures bifides au sommet est telle qu'on pourrait ne pas considérer ce fait comme une anomalie. Nous n'avons d'ailleurs observé aucun cas dans lequel la glumelle supérieure serait remplacée par deux pièces séparées jusqu'à la base (fig. 7a et b).

Glumelle à nervation anormale.

Nous avons vu que, d'habitude, la glumelle supérieure bicarénée possède une nervure dans chaque carène et n'en présente pas d'autres. Dans le cas de la figure 25, il y a, pour chaque carène, deux nervures de tailles différentes et placées toutes deux de part et d'autre de la ligne médiane de la carène.

h) ANOMALIES DES GLUMELLULES.

Glumellules remplacées par une seule pièce.

Dans quelques cas, l'emplacement des glumellules est occupé par une pièce unique (lds, fig. 22c et 23). Cette pièce présente d'ailleurs une région médiane mince et l'hypothèse la plus plausible paraît être de considérer cette pièce unique comme équivalente aux deux glumellules habituelles, exceptionnellement soudées par leurs marges voisines.

Glumellule lobée.

Dans un cas (fig. 5b et c), une des glumellules paraît, à sa base, plus large que l'autre; elle s'étend jusqu'en avant de l'étamine médiane. Un peu plus haut, cette portion médiane devient libre comme un lobe. La hauteur de ce lobe est d'ailleurs médiocre; au niveau de la base de l'anthère de l'étamine médiane, les deux glumellules sont encore bien représentées, alors que le lobe médian a déjà disparu (fig. 5d).

i) ANOMALIES DES ETAMINES.

Fleur à quatre anthères.

Nous en avons observé quelques cas. Dans celui qui est représenté dans les figures 8a à c, il s'agit sans doute d'une bifurcation de l'étamine médiane et non d'une concrescence de deux étamines. Il n'y a, en effet, à la base de l'androcée que trois filets, en position normale. Les deux latéraux n'ont qu'un seul cordon conducteur central. Le médian se montre élargi dès sa base et pourvu de deux cordons conducteurs, symétriques par rapport au plan médian; un peu plus haut encore (fig. 8a), on voit apparaître sur chaque marge deux sacs polliniques; plus haut, enfin (fig. 8b), de nouveaux sacs polliniques apparaissent suivant le plan médian et deux anthères à chacune quatre sacs polliniques ne tardent pas à s'individualiser complètement (fig. 8c).

Des faits analogues ont été déjà décrits (Arber, 1934); mais les fleurs anormales étaient généralement unisexuées par avortement du

gynécée. Ici, au contraire, le pistil paraît parfaitement constitué: une coupe de la région ovarienne se trouve dans la figure 8a (ov.); la coupe des deux stigmates se trouve dans la figure 8b (st).

D. — DISCUSSIONS SUR LA VALEUR MORPHOLOGIQUE DES BRACTEES FLORALES.

1. GLUME.

On peut chercher à comparer une glume à une feuille végétative. On doit alors se demander si une glume correspond à une feuille végétative complète (d'après la plupart des auteurs), ou bien à une partie seulement de celle-ci. C'est ainsi que, d'après **Bugnon** (1921), la glume devrait être assimilée au limbe seulement de la feuille végétative graminéenne.

Or, nous avons noté, dans la base de la glume externe normale, quelques particularités structurales telles que: épaisseur relative de la glume, importance des massifs de sclérenchyme adossé aux cordons conducteurs, disposition particulière de ces cordons, qui rappellent celles de la base de la gaine foliaire, dans sa partie renflée au niveau du nœud.

Aussi, bien que la glume externe n'enveloppe pas complètement l'axe de l'épillet, à l'inverse de ce qui se passe pour la gaine foliaire, nous sommes amené à homologuer la base de la glume externe des épillets de *L. perenne* à la base de la gaine d'une feuille végétative de la même espèce.

L'extrême sommet de la glume paraît, d'autre part, très semblable à l'extrême sommet du limbe.

Où pourrait-on placer la limite entre la partie assimilable à la gaine et la partie assimilable au limbe?

L'absence de toute ébauche de ligule rend cette recherche difficile. Il est vrai que la face interne de la glume est dépourvue des crêtes et des sillons qui parcourent la face interne du limbe de la feuille végétative; mais l'extrême base et l'extrême sommet du limbe en sont dépourvus comme la gaine.

De même, les caractères distinctifs qu'on a pu trouver entre les épidermes du limbe et la gaine (notamment **Prat**, 1931), ou entre certains tissus internes de ces deux régions, tendent à s'effacer également dans la base du limbe; ils n'ont pas pu nous fournir, pas plus qu'à nos devanciers, un critère sûr pour pouvoir affirmer que telle région de la glume appartiendrait plutôt à la gaine qu'au limbe.

D'ailleurs, on peut rappeler ici, d'après Arber (1934), la « loi de Zalenski » (1902), formulée par Maximov (1929), suivant laquelle la structure foliaire varie de la base au sommet d'une pousse, de telle sorte que des caractères distinctifs, qui paraissent très accusés sur une feuille moyenne de la série, peuvent s'atténuer beaucoup et devenir plus ou moins insensibles aux extrémités de la série.

D'autre part, aucun fait tératologique actuellement connu ne paraît pouvoir servir à résoudre le problème posé.

Nous considérons donc la glume comme équivalente à une feuille végétative complète, sans pouvoir indiquer si sa majeure partie correspond à une gaine ou à un limbe d'une feuille végétative graminéenne.

2. GLUMELLE INFÉRIEURE.

Base.

La base de la glumelle inférieure ne présente pas les caractères structuraux qui nous ont permis d'homologuer la base de la glume à celle d'une gaine foliaire,

Mais nous avons observé un cas (p. 38) qui vient à l'encontre de l'argument de Bugnon (1921), d'après lequel la base de la glumelle inférieure, n'enveloppant pas entièrement l'axe de l'épillet, ne pourrait être homologuée à la base d'une gaine foliaire. D'ailleurs, nous avons observé également un cas (p. 33) où une feuille, pourvue de gaine et limbe, n'arrive pas à envelopper complètement la tige au niveau du nœud.

Si donc, nous manquons d'arguments anatomiques pour considérer la base de la glumelle inférieure comme l'homologue d'une base de gaine de feuille végétative, nous pouvons cependant trouver, dans le fait de l'enveloppement possible de l'axe de l'épi par une glumelle inférieure, un argument morphologique en faveur de cette homologie.

Sommet.

Le sommet des glumelles inférieures habituelles, non aristées, rappelle comme celui des glumes, le sommet d'un limbe; nous avons nous-mêmes noté (p. 38) qu'exceptionnellement il pouvait, par une forme en capuchon, rappeler le sommet de l'ébauche du limbe.

Nous avons vu (p. 20), d'autre part, que ce sommet, chez *L. perenne* pouvait être pourvu d'une arête (*var. aristatum*); nous avons également décrit (p. 37), comme anomalie, une glumelle inférieure dépourvue d'une arête médiane, mais présentant deux arêtes correspondant aux deux nervures latérales.

Ce cas nous paraît tout-à-fait contraire à la théorie classique, d'après laquelle l'arête médiane représenterait à elle seule le limbe; par contre, il nous paraît favorable à l'interprétation proposée par Philipson (1934 et 1935b), suivant laquelle l'arête médiane et le reste de la partie terminale de la glumelle inférieure aristée représenteraient ensemble le sommet du limbe, les arêtes ne devant être considérées que comme des excroissances de ce sommet.

Région moyenne.

Si nous admettons, d'après ce qui précède, que le sommet de la glumelle inférieure représente un sommet de limbe, et que la base d'une telle glumelle représente une base de gaine, nous avons à nous demander où se trouve la limite entre la région du limbe et la région de la gaine.

Comme dans le cas de la glume et pour les mêmes raisons, nous n'avons pu trouver de caractères permettant de fixer cette limite.

3. GLUMELLE SUPERIEURE.

S'agit-il, suivant les théories antérieures, d'une feuille ou de deux feuilles concrescentes?

Rappelons que ces deux théories sont encore soutenues l'une et l'autre dans des travaux tout récents. Rossberg (1935) assimile cette pièce à une seule feuille, tandis que Janchen (1938) la considère comme bivalente.

Parmi les arguments donnés en faveur de la bivalence, nous examinerons ici spécialement celui qui est tiré de la bifidité fréquente de cette pièce.

Nous avons décrit, en effet, une apparence analogue pour des feuilles végétatives (p. 32) et pour une étamine (p. 39). Or, dans ces cas, nous avons pu conclure qu'il s'agissait de la lobation d'un organe simple à l'origine. Nous pensons que c'est un phénomène du même genre qui intervient dans le cas de la glumelle supérieure: nous nous accordons ainsi avec les partisans de l'univalence de cette pièce.

E. — QUESTION DE LA DISCORDANCE PHYLLOTAXIQUE DANS L'APPAREIL FLORAL DES *LOLIUM*.

Le schéma représenté dans la figure 9a traduit la disposition des différents plans d'orthostiques (p_1 , p_2 , p_3) d'un type de Graminées à épi composé (genre *Triticum*, par exemple).

Nous avons désigné:

Par a_2 l'axe d'un épillet, considéré comme axe secondaire et autour duquel les feuilles végétatives de la plante (telles que f), se groupent en alternance distique;

Par A_2 l'axe d'un épillet, considéré comme axe secondaire et autour duquel se groupent en alternance distique les glumes (g) et les glumelles inférieures (gli); la bractée axillante (fa) de l'épillet est avortée;

Par a_3 l'axe floral, considéré comme axe tertiaire, né à l'aisselle de la glumelle inférieure regardée comme feuille axillante. La première pièce de cet axe, la glumelle supérieure (gls), a la forme habituelle d'une préfeuille, et comme nous l'avons exposé plus haut, peut être assimilée à une pièce unique.

On constate facilement que le plan des orthostiques de l'axe secondaire (p_2) est perpendiculaire au plan des orthostiques des axes primaire (p_1) et tertiaire (p_3); c'est-à-dire qu'il y a une rotation de 90° du plan des orthostiques en passant d'un axe d'un ordre donné à celui de l'ordre suivant. C'est la disposition qu'on observe aussi bien dans l'appareil végétatif que dans l'appareil floral de la plupart des Graminées à épi composé. Nous désignerons cette disposition des épillets sous le nom de *transversale*.

Envisageons maintenant le schéma représenté dans la figure 9b pour la disposition d'ensemble des bractées dans le genre *Lolium*.

On constate ici que les plans (p_1 et p_2) des orthostiques de l'axe A_1 de l'épi et de l'axe a_2 de l'épillet coïncident, tandis que, dans le cas précédent, ils étaient perpendiculaires l'un sur l'autre. Et cependant, dans la région végétative, la rotation de 90° décrite plus haut existe aussi dans le genre *Lolium*. Cette disposition particulière des épillets latéraux, nous la désignerons sous le nom de *médiane*.

Comment expliquer cette discordance phyllotaxique entre ces deux types de plantes d'ailleurs très voisines, et même entre la région végétative et la région florale chez les *Lolium*?

Bien que notre attention ait été attirée sur ce problème, nous n'avons pas réussi à trouver de faits nouveaux, morphologiques, anatomiques ou tératologiques, qui nous aient permis de choisir entre les hypothèses explicatives possibles.

L'une des plus simples à imaginer est l'hypothèse d'une torsion de 90° de l'axe d'épillet par rapport à sa position regardée comme normale et primitive, torsion amenant le plan des orthostiques d'un axe secondaire à coïncider avec le plan des orthostiques de l'axe primaire. Nous avons sans succès cherché à observer des traces d'une telle torsion, soit au cours du développement de l'épillet à partir de sa première ébauche, soit dans l'organisation anatomique définitive de l'épillet.

Même dans les épillets atteints de prolifcation, où certaines bractées deviennent foliacées, ce passage à l'organisation d'un bourgeon axillaire végétatif ne nous a jamais montré de tendance à un changement dans la position relative du plan des orthostiques de l'épillet.

On a bien décrit antérieurement (Grenier 1855, Masters 1869, Godron 1880), quelques cas tératologiques de torsion d'épillets, mais seulement pour des épis adultes. Si des cas semblables étaient revus, ils demanderaient une étude plus approfondie; il serait surtout nécessaire d'en observer à un état suffisamment jeune pour voir s'il ne s'agit pas seulement d'une torsion tardive, peut-être due à une cause toute différente de celle qui détermine la position des épillets des *Lolium* dès leur première ébauche.

L'existence possible d'organes bractéiformes anormaux, insérés sur la base de l'axe de l'épillet, dans la position des glumes des *Triticum* (2^{me} cas étudié plus haut, p. 34), n'apporte apparemment aucune explication, puisque ces organes ne sont pas forcément comparables à deux glumes.

Nous sommes contraints de conclure que le problème posé reste entier.

RESUME.

Dans le présent travail, nous avons étudié comparativement la morphologie et l'anatomie de l'appareil végétatif et de l'appareil floral de *Lolium perenne* L.; en outre, nous avons décrit tout un groupe d'anomalies des régions végétative et florifère, anomalies qui, à notre connaissance, n'étaient pas encore décrites antérieurement ou l'étaient insuffisamment.

A l'occasion de nos études, nous avons pu vérifier et confirmer les observations faites par **Bugnon** (1924a) sur quelques traits de structure particulièrement intéressants de l'appareil végétatif, tels que l'organisation du méristème terminal de la tige et de la feuille des Graminées.

Après une étude détaillée de l'organisation morphologique et anatomique de l'appareil florifère de *L. perenne*, nous avons comparé cet appareil à l'appareil végétatif de la même plante, afin de pouvoir éventuellement résoudre les différents problèmes posés à ce sujet dans la partie bibliographique de notre travail.

Ainsi :

1° La pression de l'axe de l'épillet latéral contre l'axe de l'épi provoquerait, d'après la plupart des auteurs, l'avortement de la glume interne des épillets latéraux de *Lolium*; nous avons montré que cette pression ne pouvait pas être mise en cause dans ce phénomène.

2° Les organes bractéiformes, qu'on trouve parfois insérés latéralement de part et d'autre de la base des épillets latéraux de *Lolium*, devraient, d'après **Röper** (1873) et **Godron** (1880), être interprétés comme résultant de la division d'une glume interne; nous avons montré qu'on ne pouvait pas en donner une interprétation générale. Dans deux cas (p. 34), nous avons proposé des explications nouvelles.

3° A la suite d'une discussion sur la valeur morphologique des bractées florales, nous pensons :

Que la glume externe des épillets latéraux de *L. perenne* serait l'homologue d'une feuille végétative comprenant, à son sommet, un limbe et, à sa base, une gaine, sans d'ailleurs pouvoir fixer la limite précise entre ces deux parties;

Que la glumelle inférieure serait, elle aussi, l'homologue d'une feuille végétative; quand cette glumelle est aristée, l'arête serait une excroissance dorsale de la bractée et représenterait une partie seulement du sommet du limbe; la partie de la glumelle inférieure qui se trouve au-dessus de l'insertion de cette arête serait une autre partie du sommet du limbe; nous adhérons donc ainsi à l'interprétation proposée par Philipson (1934, 1935b);

Que la glumelle supérieure, qui est souvent bilobée à son sommet, doit être interprétée comme une feuille unique, assimilable à la pré-feuille d'un bourgeon axillaire végétatif.

4° Finalement, nous avons exposé le problème de la discordance phyllotaxique qu'on observe dans l'appareil floral des *Lolium*, mais sans pouvoir en donner une explication d'ensemble satisfaisante.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.

1. ARBER, A. — 1918. The phyllode theory of the monocotyledonous leaf., (Ann. of Botany, t. 32, p. 465).
2. — 1923. Leaves of the Gramineae (Bot. Gaz., t. 76, p. 374).
3. — 1927. Studies in the Gramineae II et III (Ann. of Bot., t. 41, p. 41 et 473).
4. — 1934. The Gramineae, Cambridge, University Press.
5. ASKENASY, E. — 1879. Ueber das Aufblühen der Gräser (Verhdlg. d. naturhist. Ver., Heidelberg, NF, t. 2, p. 261).
6. BRAUN, A. — 1834. Flora, t. 17 (cfr. Bull. Soc. Bot. Fr., t. 6, p. 202).
7. — 1875. Dans une lettre publiée par Eichler (1878).
8. BRAVAIS, L. & A. — 1837. Essai sur la disposition symétrique des inflorescences (Ann. Sc. nat., 2e série, Bot. t. 7, p. 193).
9. BREMEKAMP, C. — 1915. Der dorsiventrale Bau des Grashalmes nebst Bemerkungen über die morphologische Natur seines Vorblattes (Rec. Trav. Bot. Neerl., t. 12, p. 31).
10. BROWN, R. — 1814. General remarks., on the Botany of the Terra Australis (Miscellaneous Bot. Works, t. 1, Ray Soc. London, 1866).
11. BUGNON, P. — 1912. Observations relatives à un groupe d'anomalies présentées par deux espèces de *Lolium* (Ann. Soc. Bot. Lyon, t. 37, p. 19).
12. — 1921. La feuille chez les Graminées (Thèse Univ. Paris. Sér. A, n° 877; Mém. Soc. Linn. Normandie, t. 21, p. 1).
13. — 1922. L'organisation libéroligneuse des cotylédons et de l'hypocotyle... chez la Mercuriale (Bull. Soc. Linn. Normandie, t. 5, p. 69).
14. — 1923. L'organisation libéroligneuse du cotylédon des Monocotylédones (Bull. Soc. Linn. Normandie, t. 6, p. 16).
15. — 1924a. Contrib. à la connaissance de l'appareil conducteur chez les Graminées (Mem. Soc. Linn. Normandie, t. 26, p. 23).
16. — 1924b. Sur les homologues de la feuille chez les Graminées (Bull. Soc. Bot. Fr., t. 71, p. 246).

17. CELAKOWSKY, J. — 1889. Ueber den Aehrchenbau der brasili-
nischen Grasgattung *Streptochaeta* Schr. (Stzg. d. Kgl.
böhm. Ges. d. Wiss. p. 14).
18. — 1896. Ueber den phylogenetischen Entwicklungsgang
der Blüte und über den Ursprung der Blumenkrone
(ibidem p. 40).
19. — 1897. Ueber die Homologien des Grasembryos (Bot.
Ztg., t. 55, p. 141).
20. CLOS. — 1875. Des éléments morphologiques de la feuille chez
les Monocotylés (Mém. Ac. Sc. Inscr. et B. L. Toulouse,
t. 7, p. 305).
21. COLLINS, G. — 1924. The prophyllum of Grasses (Bot. Gaz.,
t. 78, p. 353).
22. COLOMB. — 1887. Recherches sur les stipules (Ann. Sc. nat.,
7^e série, Bot., t. 6, p. 1).
23. COSSON, E. — 1854.considérations sur la composition et
la structure de l'épillet dans la famille des Graminées
(Bull. Soc. bot. Fr., t. 1, p. 11).
24. — 1860. Note sur la stipule et la préfeuille dans le genre
Potamogeton, et quelques considérations sur ces or-
ganes dans les autres Monocotylées (Bull. Soc. bot.
Fr., t. 7, p. 715).
25. — & GERMAIN DE SAINT-PIERRE. — 1861. Flore des
environs de Paris, 2^e édition.
26. COSTE, l'abbé H. — 1906. Flore descriptive et illustrée de la
France.
27. DE BERGEVIN, E. — 1890. Remarques sur les variations de
Lolium perenne L., dans ses Sous-Variétés *cristatum*
Coss. et Germ. Fl. et *ramosum* P. Fl. (Bull. Soc. d.
Amis d. sc. nat. de Rouen, p. 161).
28. DE CANDOLLE, A. — 1827. Organographie végétale, Paris, t. 1.
29. DOELL, J. — 1868. Beiträge zur Pflanzenkunde; Untersuchun-
gen über den Bau der Grasblüte... (Jahresber. d.
Ver. f. Naturk., t. 34, p. 30).
30. — 1870. Zur Erklärung der Grasblüte (ibidem, t. 36).
31. DE ROUVILLE, P. — 1853. Monographie du genre *Lolium*.
(Thèse Montpellier).
32. DOULIOT, H. — 1891. Recherches sur la croissance terminale
de la tige et de la feuille chez les Graminées, (Ann.
Sc. nat., 7^e série, Bot., t. 13, p. 93).
33. DRIESCH, H. — 1901. Die organischen Regulationen, (d'après
WINKLER, 1902).
34. DUVAL-JOUE, J. — 1864. Sur la nature morphologique de
l'arête des Graminées (Bull. Soc. bot. Fr., t. 11, p. 105).

35. DUVAL-JOUVE, J. — 1871. Etude anatomique de l'arête des Graminées (Mém. Acad. Sc. et L., Montpellier, Sect. Sc., t. 8, 1876 pour 1872-5, p. 33. D'après ARBER 1934, cette note semble avoir été publiée en 1871).
36. EICHLER, A. — 1875. Blütendiagramme I, Leipzig.
37. — 1878. Berichtigungen und Zusätze zum 1. Teil (Blütendiagramme II, Leipzig).
38. ENDLICHER, — Genera plantarum..., 1836-1850.
39. GERMAIN DE SAINT-PIERRE, E. — 1854. Sur la structure de l'épillet et de la fleur dans la famille des Graminées (Bull. Soc. Bot. Fr., t. 1, p. 48).
40. GLUECK, H. — 1919. Blatt- u. blütenmorphologische Studien, Jena.
41. GODRON, D. — 1878. Etudes morphologiques sur la famille des Graminées (Rev. d. sc. nat. Montpellier, t. 7, p. 393; et t. 8, p. 14).
42. — 1880. De l'absence d'une glume aux épillets latéraux des *Lolium* (Rev. d. sc. nat., 2e série, t. 2, p. 161).
43. GOEBEL, K. von. — 1884. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte einiger Infloreszenzen (Prings. Jahrb. f. wiss. Bot., t. 14, p. 1).
44. — 1895. Ein Beitrag zur Morphologie der Gräser (Flora, t. 81, p. 17).
45. — 1933. Organographie der Pflanzen, 3. Auflage, Jena 1930/33.
46. GOETHE, J. W. von. — 1790. Versuch die Metamorphose der Pflanzen zu erklären, Gotha.
47. GRENIER et GODRON. — 1855. Flore de France, t. 3, Paris-Besançon.
48. GUILLAUD, M. — 1924. Sur la préfeuille des Graminées. Etude critique et nouvelles observations (Bull. Soc. Linn. Normandie, 7e série, t. 7, p. 41).
49. — 1925. Au sujet de la valence de la préfeuille des Graminées (ibidem, t. 8, p. 62).
50. HACKEL, E. — 1880 a. Ueber das Aufblühen der Gräser (Bot. Ztg., t. 38, p. 431).
51. — 1880 b. Untersuchungen über die Lodiculae der Gräser (Engler's Jahrb., t. 1).
52. — 1887. Gramineae, in Die natürlichen Pflanzenfamilien von Engler und Prantl (t. II, 2; p. 1).
53. HEGI, G. — 1906. Illustrierte Flora von Mitteleuropa, t. 1, München.
54. HENNING, H. — 1930. Bestimmungstabellen für Gräser... Dtsch. Uebersetzg. von F. v. Meissner, Berlin.

55. HENSLOW. — 1911. The origin of Monocotyledons from Dicotyledons... (Ann. of Bot., t. 25, p. 717).
56. HOFMEISTER. — 1868. Handbuch d. physiologischen Botanik.
57. HUTCHINSON, J. — 1934. The families of flowering plants. II Monocotyledons, p. 199, London.
58. JANCHEN, E. — 1938. Der morphologische Wert der Gramineen-Vorspelze (Oester. Bot. Ztschr., t. 87, p. 51; d'après Bot. Centralbl. 1938).
59. KUNTH, C. — 1815. Considérations générales sur les Graminées (Mém. Mus. d'hist. nat. Paris, t. 2, p. 62).
60. — 1831. Handbuch der Botanik, Berlin.
61. LANGERON, M. — 1925. Précis de Microscopie, Paris.
62. LE MAOUT et DECAISNE. — 1876. Traité général de botanique, Paris.
63. LESTIBOUDOIS, Th. — 1821. Notice sur la plus interne des enveloppes florales des Graminées (Rec. d. Trav. Soc. d. Amateurs des Sciences., Lille, 1823 pour 1819-22, p. 174).
64. LINK, H. — 1824. Elementa philosophiae botanicae, Berlin.
65. MASTERS, M. — 1869. Vegetable Teratology, London.
66. MAXIMOV, N. — 1929. The plant in relation to Water. (English trans. edited by R. H. Yapp, London).
67. MICHEELS. — 1900. Contribution à l'étude anatomique des organes végétatifs et floraux chez *Carludovica plicata* Kl. (Arch. Inst. Bot. Univ. Liège, t. 2).
68. MILTENYI, L. — 1931. Histolog - entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Getreidearten (Botanikai Közlemények, t. 28, Heft 1-4).
69. MOHL, H. von. — 1845. Ueber die Bedeutung der unteren Blumenspelze der Gräser (Bot. Ztg., t. 3, p. 36).
70. MOQUIN-TANDON. — 1841. Eléments de Tératologie végétale, Paris.
71. NAEGELI. — 1846. Ueber die Grasblüte in Schleiden und Nägeli (Ztschr. f. wissensch. Bot. Heft 3/4, p. 257).
72. NAUDIN. — 1842. Résumé de quelques observations sur le développement des organes appendiculaires des végétaux (Ann. Sc. nat. t. 18, p. 360).
73. PALISOT DE BEAUVOIS. — 1812. Essai d'une nouvelle Agrostographie.
74. PAX. — 1890. Allgemeine Morphologie der Pflanzen.
75. PAYER, J. — 1857. Traité d'Organogénie comparée de la fleur, Paris, p. 701.
76. PENZIG, O. — 1922. Pflanzen-Teratologie, Berlin.

77. PERCIVAL, J. — 1921. The Wheat Plant, A Monograph, London.
78. PHILIPSON, W. — 1934. The morphology of the lemma in grasses (New Phytologist, t. 33, p. 359).
79. — 1935a. The development and morphology of the ligule in grasses (New Phytologist, t. 34, p. 310).
80. — 1935b. The development of the spikelet in *Agrostis canina* L. (ibidem, p. 421).
81. PONZO, A. — 1931. Sulla ligula delle Monocotiledoni (N. Giorn. Bot. Ital., t. 38, p. 515).
82. PRAT, H. — 1931. L'épiderme des Graminées (Thèse Univ. Paris, Série A, n° 1337; Ann. Sc. Nat. 10^e série, Bot. t. 14, 1932, p. 118).
83. RASPAIL, M. — 1826. Ann. Sc. Nat., t. 8, p. 80.
84. RIMPAU, W. — 1882. Das Blüten des Getreides (Landw. Jahrb. Berlin, t. 11, p. 875).
85. ROEPER, — 1844. Beiträge zur Flora Mecklenburgs II.
86. — 1873. Der Taumel-Lolch..., Rostock (d'après Godron, 1880).
87. ROSSBERG, G. — 1935. Beiträge zur Morphologie des Getreideährchens (Dissert, Berlin).
88. ROUY, G. — 1913. Flore de France, t. 14 (Ann. Soc. Sc. nat. Charente-Inférieure, 1912).
89. SACHS, J. — 1874. Traité de Botanique, 3e édition. (Trad. Van Tieghem).
90. SAINT-HILAIRE, A. de. — 1841. La Morphologie végétale, Paris, p. 289.
91. SCHACHT, — 1855. Entwicklung der Blüte von *Agropyrum giganteum* und *Lolium perenne* (Mikroskop, 2. Auflg. p. 170).
92. SCHENK. — 1867. Untersuchung des Baues der Grasblüte (Vrhdg. natrw. Ver. Preuss-Rheinl., t. 24).
93. SCHINDLER, H. — 1925. Schlüssel zur mikroskopischen Bestimmung der Wiesengräser in blütenlosem Zustande, Wien.
94. SCHLEIDEN, M. — 1843. Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik, Leipzig.
95. SCHUMANN. — 1890. Blütenanschluss (d'après SCHUSTER, 1909).
96. SCHUSTER, J. — 1909. Ueber die Morphologie der Grasblüte (Dissert, München; Flora, Bd. 100, Heft 2).
97. THOMPSON, J. — 1924. Studies in Advancing Sterility (Public. of the Hartley Bot. Lab. Nr 1, Liverpool).

98. TOWNSEND, F. — 1885. Homology of the floral envelopes in Gramineae and Cyperaceae (Journ. of Botany, March, p. 65).
 99. TRÉCUL, A. — 1878. Formation des feuilles... chez les Graminées (C. R. Ac. d. Sc. Paris, t. 87, p. 1008).
 100. TURPIN, P. — 1819. Mémoire sur l'inflorescence des Graminées et des Cypéracées (Mém. Mus. Hist. nat. Paris, t. 5, p. 426).
 101. VAN TIEGHEM, Ph. — 1884. Traité de Botanique, 1ère édition.
 102. — 1891. Traité de Botanique, 2ème édition.
 103. VAN TIEGHEM et COSTANTIN. — 1918. Eléments de Botanique, 5ème édition.
 104. VELENOVSKY, J. — 1913. Vergleichende Morphologie der Pflanzen, Prag.
 105. VOLKART et KIRCHNER. — 1908. Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas.
 106. VUILLEMIN. — 1915. Le placenta, sa nature ligulaire (Bull. Soc. Bot. Fr., t. 62, p. 42).
 107. — 1926. Les Anomalies végétales, Paris.
 108. WIGAND. — 1854. Beiträge zur Morphologie der Grasblüte aus der Entwicklungsgeschichte (Bot. Unters., p. 85).
 109. WINKLER, H. — 1902. Ueber die nachträgliche Umwandlung von Blütenblättern und Narben in Laubblätter (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., t. 20, p. 494).
 110. WYDLER. — 1846. In Schleiden und Nägeli. (Ztschr. f. wiss. Bot., Hef. 3/4).
 111. ZALENSKI, W. von. — 1902. Ueber die Ausbildung der Nervation bei verschiedenen Pflanzen (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., t. 20, p. 433).
 112. ZUDERELL, H. — 1909. Ueber das Aufblühen der Gräser (Stzgsber. d. k. Akad. d. Wiss. Math. natw. Kl., t. 118, I; p. 1403).
-

EXPLICATION DES PLANCHES.

Toutes les figures de ce travail se rapportent à *Lolium perenne* L.; les lettres suivantes y conservent toujours la même signification:

- A : axe de l'épi;
- a : axe de l'épillet;
- af : axe floral;
- G : gaine foliaire;
- g : glume;
- gi : glume inférieure;
- gs : glume supérieure;
- gli : glumelle inférieure.
- gls : glumelle supérieure;
- i : nervure intermédiaire;
- L : nervure latérale;
- l : limbe;
- ld : glumellules ou lodicules;
- lds : glumellules soudées;
- lg : ligule;
- M : nervure médiane;
- m : nervure marginale;
- ob : organe bractéiforme;
- p : tissu parenchymateux, d'allure méristématique;
- s : tissu sclérifié;

Les chiffres entre parenthèses dans la légende des planches renvoient aux pages où se trouvent les descriptions détaillées des figures.

PLANCHE I.

Grossissement: $60 \times 2/3$.

(sauf pour fig. 1 à 4: $700 \times 2/3$ et pour fig. 10: $100 \times 2/3$).

Fig. 1 a-b: point végétatif d'une tige (22).

Fig. 2 a-b: point végétatif d'une feuille végétative (23).

Fig. 3 a-b: point végétatif d'une feuille végétative (23).

Fig. 4 : Section transversale d'une glumelle inférieure au milieu de sa hauteur et à proximité de la nervure médiane (30).

Fig. 5 a à e: Série montante des coupes transversales dans un épillet latéral (38 et 39).

Fig. 6 a à d: Série montante des coupes transversales dans le sommet d'un épillet prolifère (38).

Fig. 7 a-b: Série montante des coupes transversales dans un épillet latéral; glib: glumelle inférieure bilobée au sommet; glsb: glumelle supérieure bilobée au sommet (38).

Fig. 8 a à c: Série montante des coupes transversales dans un épillet latéral; fm: filet médian; ov: ovaire; st: stigmates (39).

Fig. 9: Schémas de la disposition des feuilles végétatives et des bractées; a: dans le genre *Triticum*; b: dans le genre *Lolium*; (7 et 43).

Fig. 10 a à c: Série montante des coupes transversales dans un très jeune épi; fa: feuille axillante (33).

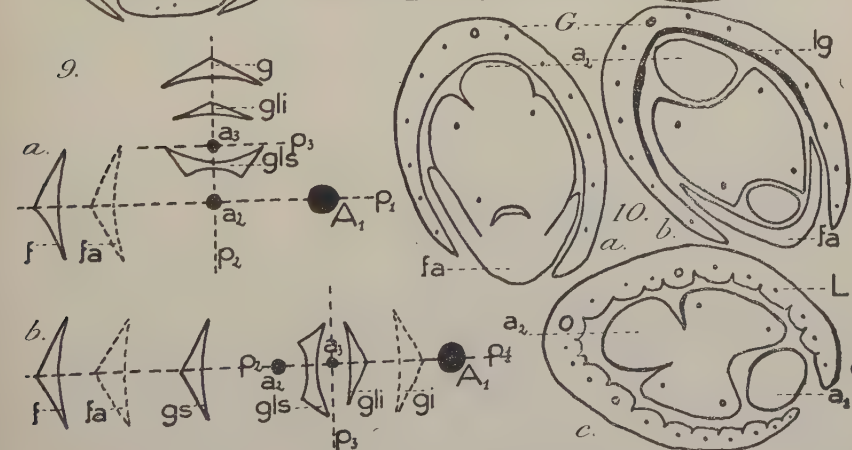
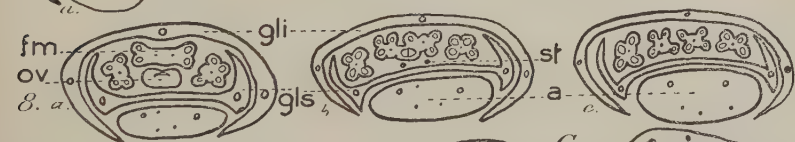
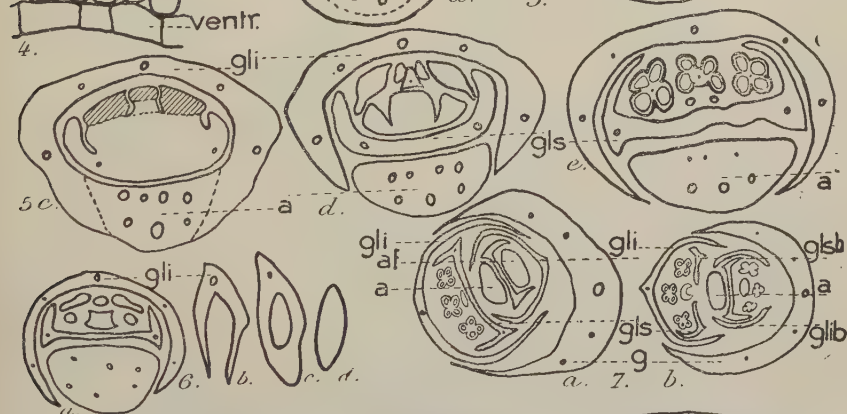
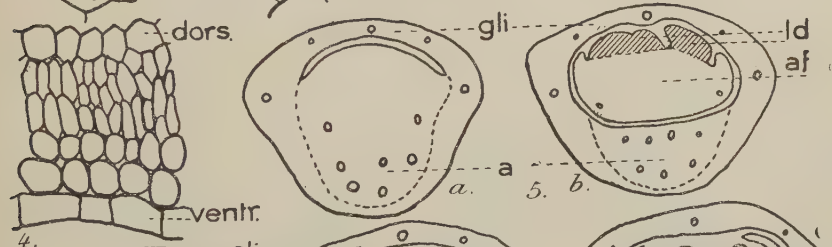
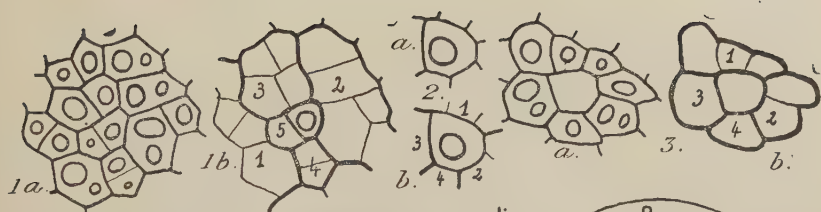


PLANCHE II.

Grossissement: $60 \times 2/3$.

Fig. 11: Section transversale dans une pousse feuillée (24).

Fig. 12: Extrême sommet du limbe d'une feuille végétative, vue de côté; la partie hachurée représente la face interne visible du limbe; tM: nervure médiane, visible par transparence dans l'ébauche foliaire; à: sommet du limbe adulte; b: sommet du limbe jeune (24).

Fig. 13: Section transversale d'une pousse végétative adulte, au niveau d'un nœud; t: tige; bg: base de la gaine foliaire (24).

Fig. 14: Section transversale d'un épi au niveau de l'insertion d'un épillet latéral sur l'épi (26).

Fig. 15 a à d: Série descendante des coupes transversales dans un épillet latéral à deux glumes (27).

Fig. 16 a-b: Sections transversales d'un épillet latéral au niveau de l'insertion de la glume unique externe (25).

Fig. 17 a à e: Série montante des coupes transversales dans une pousse feuillée anormale (32).

Fig. 18 a-b: Sections transversales d'un épi pourvu d'un appendice énigmatique (ae); (35).

Fig. 19: Schéma d'ensemble d'un épillet latéral pourvu à sa base d'organes bractéiformes (34).

Fig. 20 a-b: Sections transversales de l'épillet précédent (34).

Fig. 21 a-b: Sections transversales d'un épi pourvu de deux appendices énigmatiques (35).

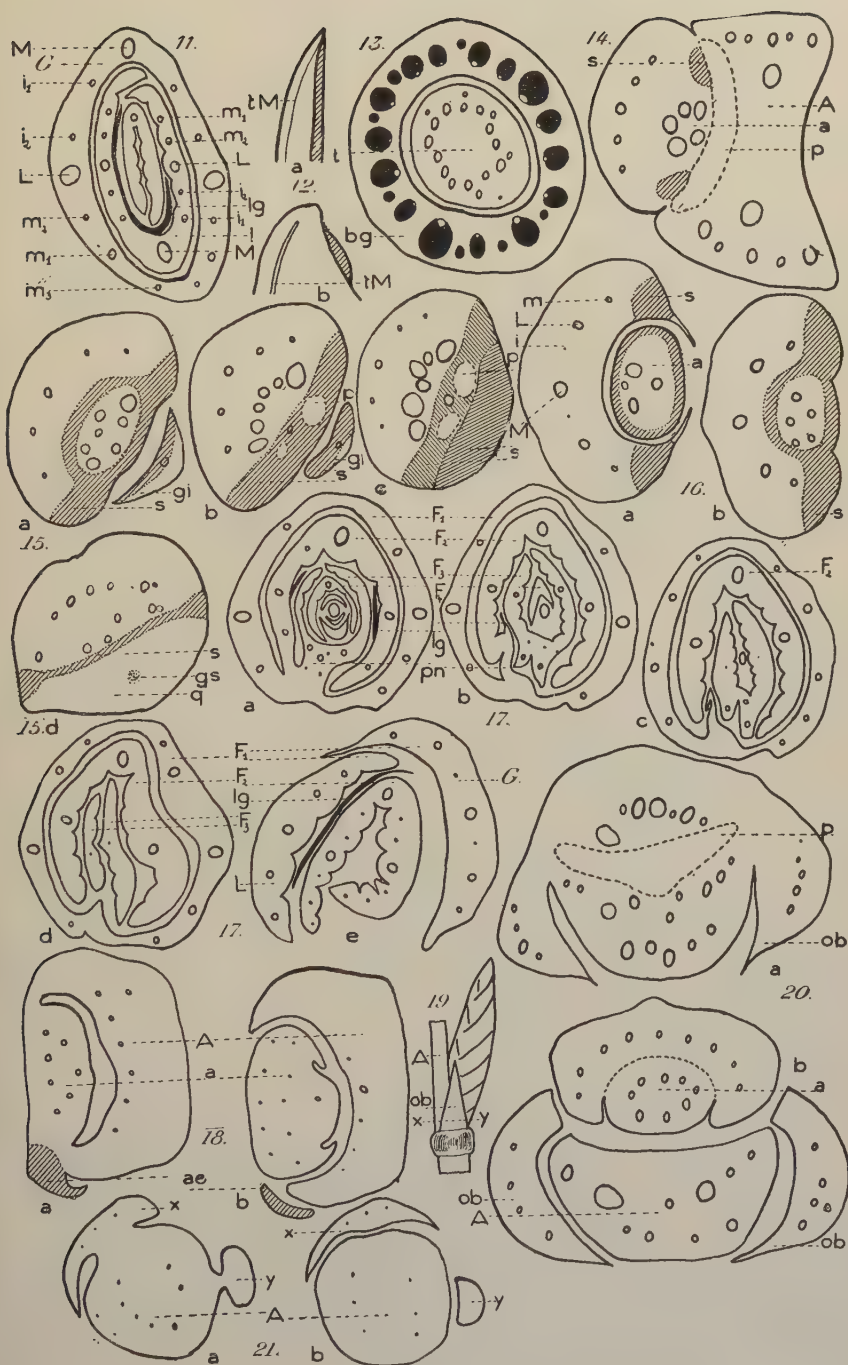


PLANCHE III.

Grossissement: $60 \times 2/3$.

Fig. 22 a à c: Série montante des coupes transversales dans un épillet latéral pourvu à sa base d'organes bractéiformes (34).

Fig. 23: Section transversale dans un épillet prolifère (36 et 39).

Fig. 24: Section transversale dans un épillet latéral anormal; me: méristème terminal endogène; pb: poche digestive de la racine; pl: pièces énigmatiques occupant l'emplacement des lodicules et des filets (37).

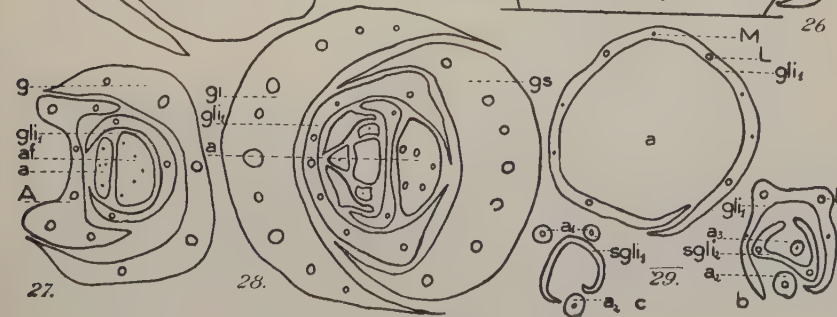
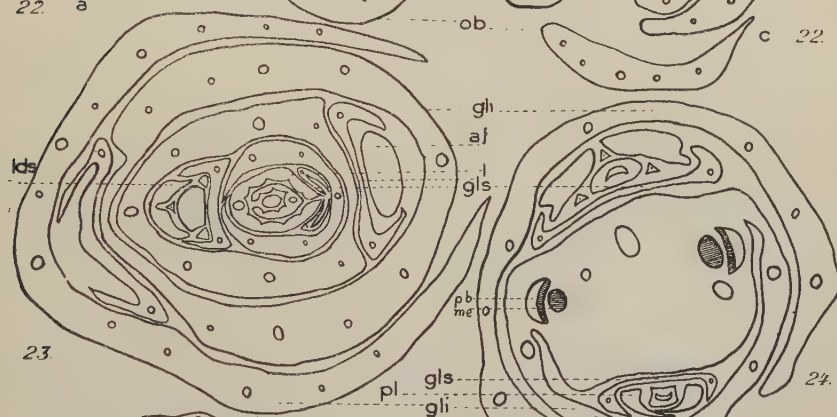
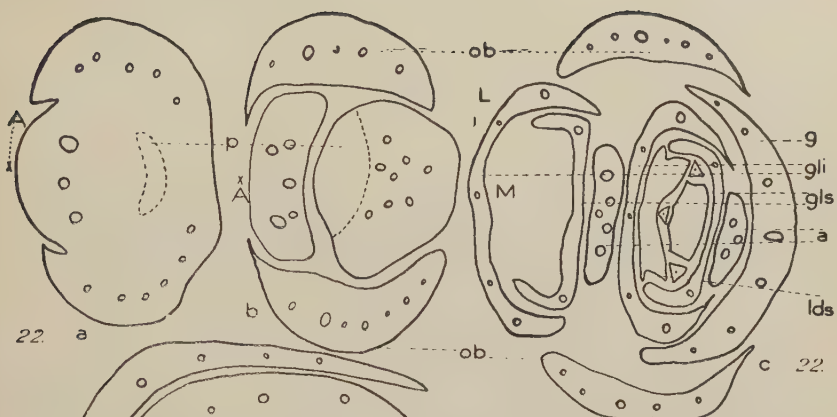
Fig. 25: Section transversale dans un épillet latéral anormal (38 et 39).

Fig. 26: Section transversale dans un épillet latéral anormal; r: racine; cc: cylindre central de cette racine (37).

Fig. 27: Section transversale dans un épillet latéral anormal (37).

Fig. 28: Section transversale d'un épillet terminal au niveau de la première glumelle inférieure (gli_1); (28 et 37).

Fig. 29 a à c: Série montante des coupes transversales dans la première glumelle inférieure de la figure précédente; a_1 : arêtes de la première glumelle inférieure; a_2 : arête de la deuxième glumelle inférieure; $sgli_1$ et $sgli_2$: sommets de la première et de la deuxième glumelle inférieure (37).



Deuxième Thèse

Proposition donnée par la Faculté :

Action des Hormones de Croissance
sur les Racines.

Vu :

Le Président de Thèse :

P. BUGNON.

Vu et approuvé :

Dijon, le 8 juin 1938

Le Doyen de la Faculté des Sciences :

P. BUGNON.

Vu et permis d'imprimer :

Dijon, le 9 juin 1938.

Le Recteur de l'Académie de Dijon :

J. E. SPENLÉ.

